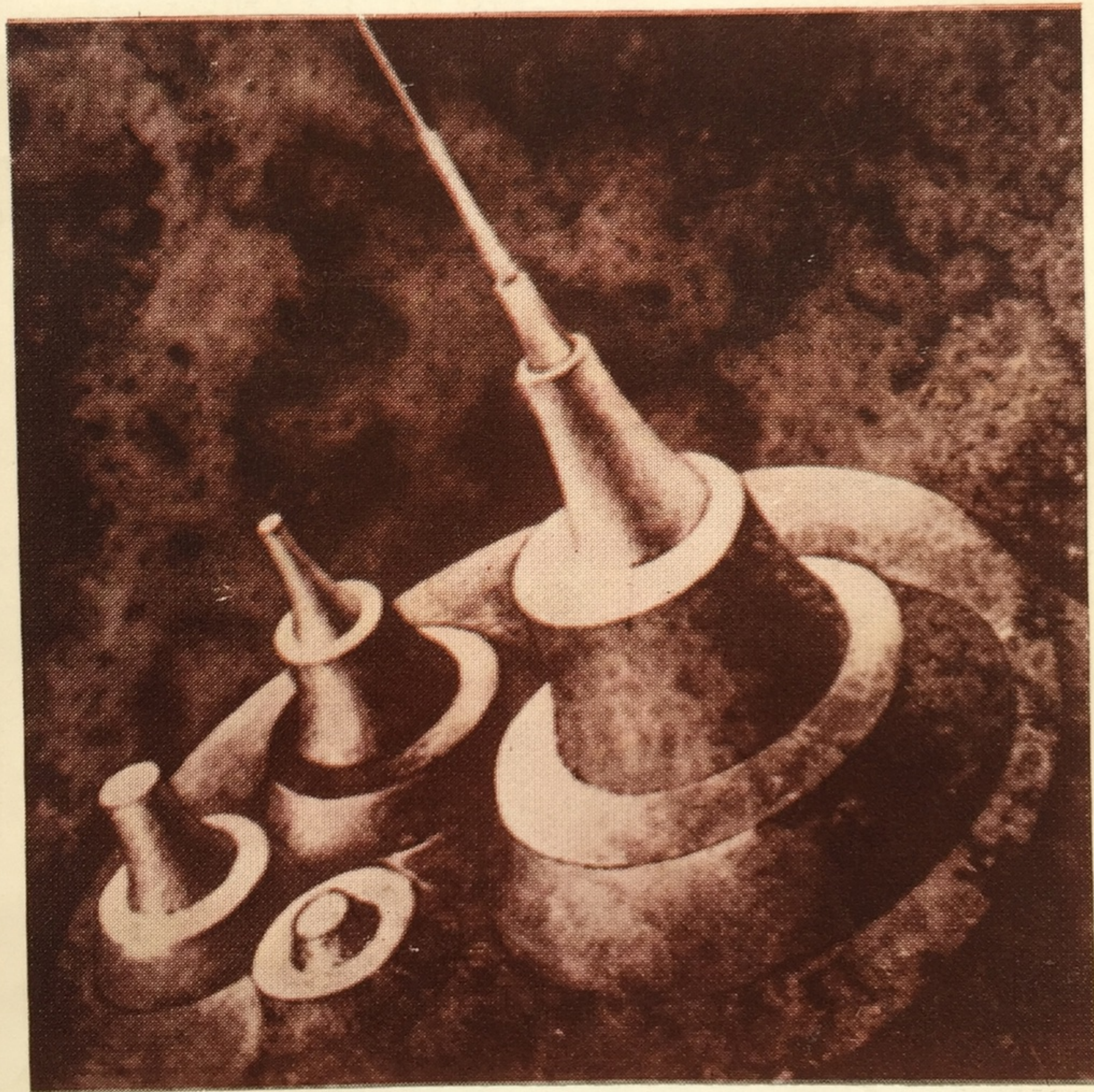


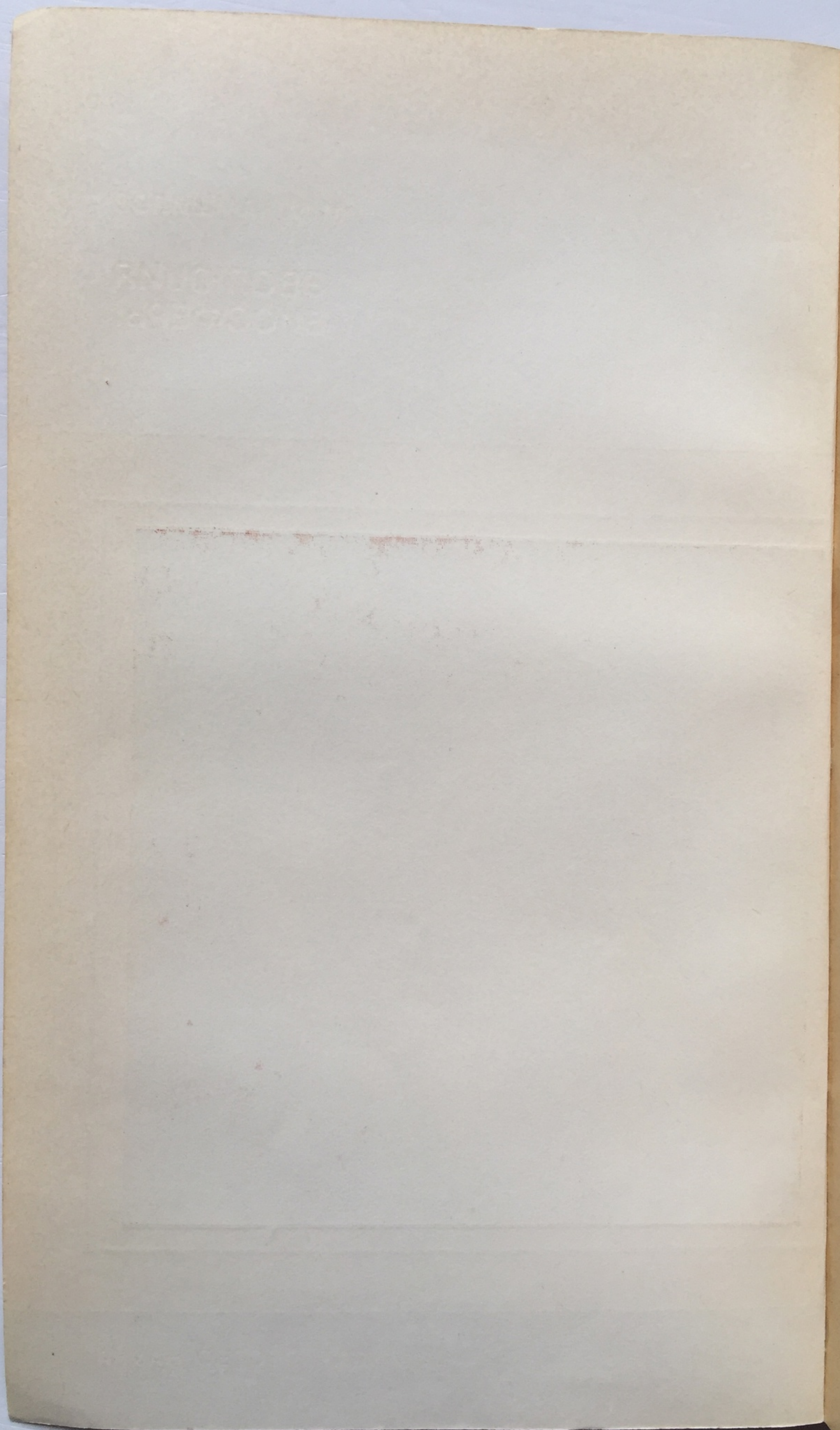
**М. М. КАМШИЛОВ**

**ЭВОЛЮЦИЯ  
БИОСФЕРЫ**



**ИЗДАТЕЛЬСТВО НАУКА**





ЭВО



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Серия «Человек и окружающая среда»

М. М. КАМШИЛОВ

# ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Издание 2-е, дополненное



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1979



К 18 Камшилов М. М. Эволюция биосферы.—  
2-е изд.— М.: Наука, 256 с., ил. 45.

Книга доктора биологических наук М. М. Камшилова посвящена проблеме эволюции биосферы. В ней рассматриваются такие вопросы, как происхождение биосферы, ее организация, факторы и закономерности эволюции. Особое внимание уделено влиянию человека на атмосферу. Приведены обширные фактические данные по палеонтологии, биоценологии, генетике и молекулярной биологии.

20.1

Ответственный редактор  
член-корреспондент АН СССР  
К. М. РЫЖИКОВ

К  $\frac{21001-021}{054(02)-79}$  26—79 НП. 2001000000.

© Издательство «Наука», 1979 г.



# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
<b>Глава 1. Космические и планетарные предпосылки эволюции жизни . . . . .</b>	<b>9</b>
От догмы самозарождения живого к научной теории возникновения жизни. Образование химических элементов. Хаос, организация, информация. Планетарные предпосылки развития жизни. От образования тяжелых атомов к возникновению молекул органического вещества. Возникновение биотического круговорота. Предбиологические системы — коацерваты.	
<b>Глава 2. Развитие жизни от архея до наших дней . . . . .</b>	<b>43</b>
Первые шаги жизни. Жизнь набирает силу. Первые итоги. Жизнь как форма дифференциации материи.	
<b>Глава 3. Современная биосфера . . . . .</b>	<b>71</b>
Понятие «биосфера». Численность видов организмов. Биомасса. Биотический круговорот. Организация биосферы.	
<b>Глава 4. Субстрат жизни . . . . .</b>	<b>91</b>
Клетка. Преформированный эпигенез. Ядро или цитоплазма. Эпигенез преформированного. Фенотип и генотип. Парадокс индивидуального развития.	
<b>Глава 5. Факторы эволюции биосферы. . . . .</b>	<b>130</b>
Стадии эволюции материи в направлении жизни. Среда биосферы. Ламарк и Дарвин. Категория внутривидовой изменчивости. Микроэволюция. Фенотипическая форма наследственной изменчивости. Отбор в различных условиях проявления признаков. Стабилизация признаков. Возникновение новых признаков. Факторы преобразования нормы реагирования в природе. Взаимодействие фенотипов. Генеалогические и экологические связи между организмами. Экологический механизм обмена наследст-	



венной информацией. Значение определенных изменений в эволюции. Пример эволюции крупной группы организмов.

**Глава 6. Закономерности эволюции биосферы . . . . . 185**

Структура жизни. Неравномерность эволюции. Единство жизненного субстрата. Движущие силы и приспособительная форма эволюционного процесса. Условия формообразования. Жизнь и второе начало термодинамики.

**Глава 7. Ноогенез . . . . . 221**

Направление эволюции биосферы. Прогноз естественной эволюции биосферы. Биосфера и человек. Как преодолеть экологический кризис? От биогенеза к ноогенезу. Ноогеника.

**Заключение . . . . . 245**

**Литература . . . . . 249**

Михаил Михайлович Камшилов

**ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ**

Утверждено к печати Редколлегией научно-популярных изданий АН СССР  
Редактор издательства В. Н. Вяземцева. Художник Б. А. Захаров  
Художественный редактор И. В. Разина. Технический редактор Ф. М. Хенох  
Корректоры Г. М. Котлова, В. А. Шварцер

ИБ № 15307

Сдано в набор 21.12.78. Подписано к печати 09.04.79. Т-02747  
Формат 84×108<sup>1/32</sup>. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная  
Печать высокая. Усл. печ. л. 13,4. Уч.-изд. л. 14  
Тираж 33500. Тип. зак. 1325. Цена 45 коп.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7 Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94а  
2-я типография издательства «Наука»  
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10



Никто не отыщет удачно природу вещи  
в самой вещи — изыскание должно быть  
расширено до более общего.

Ф. Бэкон

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В 1970 г. в издательстве «Наука» вышла моя небольшая книжка «Биотический круговорот». В предисловии я охарактеризовал ее как попытку наведения порядка в «мыслительном хозяйстве» научного работника, занимающегося биологией более 40 лет. Книжка быстро разошлась, вызвав многочисленные отклики.

По-видимому, в наше время — время научно-технической революции — особенно усилилась потребность в синтетических исследованиях. Огромный фактический материал, накопленный различными биологическими дисциплинами, требует новых подходов, новых точек зрения, новых понятий. Ясно, что новые подходы, а тем более новые понятия, возникают не сразу. Кроме того, решение подобной задачи не под силу одному исследователю. Многих из тех, кто пытается идти по этому пути, ожидают и разочарования, и неудачи. Но, однако, идти надо! Английский философ-материалист Ф. Бэкон справедливо говорил: «Ведь опасность не совершить попытку и опасность испытать неудачу не равны. Ибо в первом случае мы теряем огромные блага, а во втором — лишь небольшую человеческую работу».

Представление об эволюции биосферы родилось не сразу. Ему предшествовал длительный период становления эволюционных идей. Развитие научной теории эволюции органического мира началось с появления трудов Дарвина.

В ходе развития дарвинизма ясно наметилось несколько периодов. Вторая половина XIX в. прошла под флагом борьбы за дарвинизм как материалистическую теорию эволюции. Наряду с английским биологом Т. Хаксли и немецким эволюционистом Э. Геккелем большую роль в отстаивании и развитии дарвинизма сыграли русские биологи К. А. Тимирязев, братья А. О. и В. О. Ковалевские, И. И. Мечников.



Следующий период, начавшийся с конца прошлого века, характеризуется проникновением эволюционных идей в конкретные биологические дисциплины. Процесс этот не шел гладко. Почти в каждой дисциплине можно проследить острую борьбу передовых материалистических представлений с идеалистическими воззрениями. В эмбриологии возродился воинствующий витализм, в палеонтологии и сравнительной анатомии появились многочисленные разновидности идеализма. Зародившаяся в начале нашего века генетика первоначально заняла позиции антидарвинизма: преувеличивалось значение внезапных наследственных изменений (мутаций) и отрицалась роль естественного отбора, высказывались идеи о возможности эволюции при постоянстве наследственных факторов.

Проникновение материалистических эволюционных идей в конкретные науки произошло в основном лишь в первой трети нашего столетия. Велика заслуга советских ученых, всегда выступавших в первых рядах борцов за материалистическую эволюционную теорию. Талантливые ученики Н. К. Кольцова: С. С. Четвериков, А. С. Серебровский, М. М. Завадовский, Б. Л. Астауров, Н. П. Дубинин, школы академиков Н. И. Вавилова, В. Н. Сукачева, А. Н. Северцова, А. И. Опарина, а также биологи, связавшие свои исследования с практикой сельского хозяйства, И. В. Мичурин и М. Ф. Иванов сделали очень много для подведения эволюционного фундамента под конкретные исследования.

К 40-м годам во всех биологических науках накопился огромный фактический материал, в той или иной мере конкретизирующий общие положения эволюционной теории. Возникла задача синтеза многочисленных и весьма разрозненных исследований. В Советском Союзе эту титаническую работу осуществил И. И. Шмальгаузен, за рубежом — английский биолог Дж. Хаксли. Были заложены основы учения о факторах, путях и закономерностях эволюционного процесса.

С возникновением синтетической теории эволюции начался третий период в развитии эволюционных идей, прекрасно охарактеризованный К. М. Завадским (1971).

Эволюционные представления всегда отражали уровень развития производительных сил общества. Низкому уровню, экстенсивным формам ведения сельского хозяйства соответствовала идея постоянства органических



форм, их независимости друг от друга. Когда возникла необходимость интенсификации сельского хозяйства, побуждаемая потребностями роста товарной продукции, реальными единицами хозяйственной деятельности стали порода и сорт. Только тогда появилась теория эволюции видов. «Социальный генезис учения Дарвина можно проследить во всех деталях»<sup>1</sup>, — писал Н. И. Вавилов.

Эволюционное учение по мере развития начинает оказывать всевозрастающее влияние на практику выведения новых пород и сортов культурных животных и растений. В результате «селекция на наших глазах превращается в научную дисциплину, изучающую проблемы эволюции управляемой человеком, другими словами, становится экспериментальной эволюцией»<sup>2</sup>.

Таким образом, третий период в развитии эволюционной теории характеризуется не только синтезом огромного фактического материала, накопленного различными биологическими дисциплинами, но и четкой формулировкой практической задачи — целенаправленного преобразования пород и сортов сельскохозяйственных организмов. Человеческое сознание становится важным фактором эволюции этой группы живых существ.

В процессе преобразующей деятельности создатели новых пород и сортов первоначально обращали внимание лишь на немногие виды, доставляющие продукты питания и сырье для промышленности или в той или иной степени вредящие производству. Подобное ограничение объекта воздействия в действительности оказывалось лишь кажущимся. Виды в природе не существуют изолированно друг от друга. И потому, преобразуя, казалось бы, лишь отдельные формы, творцы новых пород и сортов всегда имели дело со сложными комплексами организмов, связанных между собой теснейшими взаимозависимостями. Следовательно, в процессе селекции осуществлялось не только сознательное преобразование отдельных видов, но и не вполне сознаваемая перестройка отношений между разными видами. В результате возникли вредители сельскохозяйственных культур, злостные сорняки и т. п.

<sup>1</sup> Вавилов Н. И. Роль Дарвина в развитии биологических наук. — В кн.: Дарвин Ч. Происхождение видов. М.: Сельхозгиз, 1935, с. 37.

<sup>2</sup> Там же, с. 45.



Такая же перестройка происходила (и тоже помимо воли человека) при развитии промышленности, транспорта, строительстве городов.

Более 100 лет тому назад, в канун появления основного труда Дарвина, К. Маркс и Ф. Энгельс писали: «...Определенное отношение к природе обуславливается формой общества, и наоборот. Здесь, как и повсюду, тождество природы и человека обнаруживается также и в том, что ограниченное отношение людей к природе обуславливает их ограниченное отношение друг к другу, а их ограниченное отношение друг к другу — их ограниченное отношение к природе, и именно потому, что природа еще почти не видоизменена ходом истории...»<sup>3</sup>

В настоящее время природа, в частности органический мир, претерпевает в результате хозяйственной деятельности общества колоссальные видоизменения.

Время «ограниченного отношения человека к природе», о котором писали К. Маркс и Ф. Энгельс, безвозвратно ушло. «...человеческое общество все более выделяется по своему влиянию на среду... Это общество становится в биосфере... единственным в своем роде агентом, могущество которого растет с ходом времени со все увеличивающейся быстротой. Оно одно изменяет новым образом и с возрастающей быстротой структуру самих основ биосферы», — писал основатель биогеохимии В. И. Вернадский<sup>4</sup>.

Иначе говоря, человек всем ходом хозяйственной деятельности определяет направление эволюции биосферы и собственной биологической эволюции. Переживаемая нами научно-техническая революция неизбежно оказывается и революцией всей биосферы.

Идея о человеке как о ведущем факторе эволюции была выдвинута в 30-х годах в нашей стране не только В. И. Вернадским, но и известным биологом Б. П. Токиным. Ее развивали в Англии биолог Дж. Хаксли, во Франции философ Э. Ле Руа, палеонтолог П. Тейяр де Шарден. В последние годы эта мысль привлекает внимание все большего круга исследователей. Заслуженный деятель науки Н. В. Лазарев во главе коллектива ученых выпускает сборник «Введение в геогигиену», в котором со всей остротой и серьезностью говорится о необходи-

<sup>3</sup> Маркс К., Энгельс Ф. Соч., т. 3, с. 29—30.

<sup>4</sup> Вернадский В. И. Биогеохимические очерки. М.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 47.



мости гигиены Земли, т. е. охраны природы от неразумной и бесплановой технизации. Мысль о необходимости как-то упорядочить отношения человека и природы лежит в основе статей сборника «Природа и общество», вышедшего в издательстве «Наука» в 1968 г. Академик Н. П. Дубинин подчеркивает: «Во весь рост стала проблема разумного контроля над эволюцией жизни на Земле»<sup>5</sup>. Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков пишут: «...Человечество сейчас встало перед необходимостью сознательно планировать и детально предвидеть результаты все большего вмешательства в прежде стихийные процессы, идущие в биосфере Земли»<sup>6</sup>. О том же говорит в своей последней книге Д. Бернал. Сознательное управление эволюцией биосферы выдвигается как одна из самых актуальных теоретических задач сегодняшнего дня. Становится все более очевидным, что от успешного ее решения зависит будущее человечества. Наступило время, когда человечество вынуждено принять на себя ответственность не только за ход научно-технической революции, но и за вызванную научно-техническим прогрессом революцию биосферы. Контроль за революцией биосферы не мечта, не фантазия, а жесткая необходимость!

Эволюционная теория, таким образом, вступает в четвертый период своего развития — в период сознательного руководства эволюцией жизни на нашей планете. Существенное отличие этого периода от предыдущих заключается в том, что основной объект исследования — уже не отдельные виды, а эволюция всей биосферы в целом. Предлагаемая вниманию читателей книга и представляет собой попытку рассмотреть некоторые особенности этого глобального процесса.

В целом эта книга представляет собой синтез дарвинизма и идей нашего крупнейшего естествоиспытателя В. И. Вернадского. Развитие рассматривается как последовательность интеграций рассеянной информации. Такое представление позволило с единой точки зрения охарактеризовать и возникновение атомов, и развитие биосферы, и весь ход ее эволюции. Это тоже своего рода интеграция рассеянной информации вокруг идей эволюции.

<sup>5</sup> Дубинин Н. П. Некоторые методологические проблемы генетики. М.: Знание, 1968, с. 39.

<sup>6</sup> Тимофеев-Ресовский Н. В. и др. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969, с. 8.



Жизнеспособность новых синтезов в природе определяется взаимодействием их результатов с окружением. О достоинствах и недостатках моей работы будете судить Вы, мой читатель! За все отклики, как положительные, так и отрицательные, буду искренне благодарен.

Первое издание «Эволюции биосферы» разошлось в течение нескольких дней, вызвав многочисленные отклики. Небольшой тираж (17 тыс.) не смог удовлетворить всех желающих приобрести книгу, возникла потребность в ее переиздании.

Второе издание, однако, не повторяет первое. Значительно большее внимание уделено абиотическому компоненту биосферы. Это нашло отражение в заново переработанных главах о факторах и закономерностях ее эволюции. Переработана и глава об эволюции, управляемой человеком, — ноогенезе. Становится все более очевидным, что ноогенез — не только способ преодоления экологического кризиса и, следовательно, предпосылка процветания человеческого общества, но и необходимое условие неограниченного времени существования биосферы. Лишь с помощью целенаправленной человеческой деятельности, обладающей предвидением, биосфера сможет преодолеть критические ситуации, неизбежные на пути длительного стихийного процесса ее развития. Ноогенез, таким образом, знаменует собой не только качественно новую вершину эволюции биосферы, он определяет и ее дальнейшую судьбу — «становление природы человеком»<sup>7</sup>.

Подобный вывод накладывает на людей Земли огромную ответственность. С помощью человеческого разума Вселенная не только познает себя, но и приобретает способность — заменять стихийные силы развития целенаправленной деятельности, в какой-то мере сознательно творить свое будущее. Разрушить эту способность в пламени ядерной войны или в результате необратимых изменений среды жизни — значит уничтожить ценнейшее достижение эволюции материи — человеческий разум. Противостоять подобным разрушительным силам способно лишь общество, цель которого не погоня за прибылью, а повседневная забота о благе настоящего и будущих поколений людей, а следовательно, и о процветании среды жизни человечества — биосферы.

<sup>7</sup> Маркс К., Энгельс Ф. Из ранних произведений. М.: Политиздат, 1956, с. 596.



## КОСМИЧЕСКИЕ И ПЛАНЕТАРНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНИ

Мы вынуждены допустить, что живая материя осуществлялась так же, как все остальные процессы, путем эволюции... процесс этот, вероятно, имел место и при переходе из неорганического мира в органический.

*К. А. Тимирязев*

---

### От догмы самозарождения живого к научной теории возникновения жизни

В течение многих веков для большинства людей проблемы возникновения живого вообще не существовало. Даже известные ученые допускали возможность постоянного зарождения живых существ из неживого. Отец наук, греческий философ Аристотель, живший более чем за три столетия до нашей эры, не сомневался в самозарождении лягушек, мышей, не говоря уже о более мелких животных и растениях. В III в. н. э. философ-идеалист Плотин говорил о самозарождении живых существ из земли в процессе гниения.

В XVII в. голландский ученый Ян Баптист Ван-Гельмонт, известный своими количественными исследованиями питания растений, был и автором рецепта получения мышей из пшеницы и загрязненного потом белья. Английский философ Френсис Бэкон, основоположник экспериментальной науки, выступил в своем знаменитом труде «Новый органон» с резкой критикой Аристотеля и его последователей за отвлеченный характер мышления. В то же время он пишет о самозарождении мелких животных в гниющих субстратах. По его мнению, гниение — зачаток нового рождения. Идея самопроизвольного зарождения живого из неживого не вызывала возражений



и у таких выдающихся мыслителей, как Г. Галилей, Р. Декарт, В. Гарвей, Г. Гегель, Ж. Б. Ламарк.

Перелом в представлениях начался лишь со второй половины XVII в., когда тосканский врач Франческо Реди в 1668 г. доказал, что белые черви, развивающиеся в гниющем мясе, представляют собой личинки мух. Сто лет спустя итальянец Лазаро Спалланцани и русский ученый Мартын Тереховский нанесли первый удар по представлениям о самозарождении микроскопических организмов. И лишь еще через 100 лет, в 1862 г., гениальный французский ученый Луи Пастер окончательно опроверг догму самопроизвольного зарождения, утвердив положение «все живое из живого».

Опыты Пастера, доказавшие невозможность самопроизвольного зарождения простейших организмов в современных условиях, привели к тому, что вопрос о возникновении жизни на Земле стал важной научной проблемой. Ученые, в какой-то мере пытавшиеся ответить на него, разделились на два лагеря. Представители одного лагеря развивали идею вечности жизни. Согласно этой идее жизнь на нашей планете никогда не зарождалась, а была занесена на Землю из глубин Космоса, где она существует вечно. Таким образом, проблема возникновения жизни на Земле вообще снималась с повестки дня научного исследования. Представители другого лагеря, основываясь на некоторых фактических экспериментальных данных, пытались создать более или менее правдоподобные представления о возникновении живого из неживого. Наибольшей известностью пользовались гипотезы Ф. Аллена, Г. Осборна, Э. Пфлюгера. Несмотря на несомненную ценность подобных гипотез, все они имели один весьма существенный недостаток — возникновение живого из минеральных элементов трактовалось как внезапный случайный процесс.

Научная постановка проблемы возникновения жизни принадлежит Ф. Энгельсу. Жизнь, согласно Энгельсу, не возникла внезапно, а сформировалась в ходе эволюции материи. Эта же мысль выражена в известной статье К. А. Тимирязева «Из научной летописи 1912 года»<sup>1</sup>. Эволюционная идея была положена в основу теорий возникновения жизни, развитых известным советским уче-

<sup>1</sup> См. эпиграф к главе 1.



ным академиком А. И. Опариным в 1924 г. и английским естествоиспытателем Дж. Холдейном в 1929 г. Все наши современные представления о происхождении жизни основываются на получивших всеобщее признание работах этих исследователей.

После работ Опарина, Холдейна и их многочисленных последователей стало очевидным, что возникновение жизни на Земле подготовлено длительным процессом эволюции материи — процессом, начало которого удалено от современности на многие миллиарды лет.

Далеко не все детали этого процесса выяснены. Много будет в дальнейшем уточнено и, вероятно, изменено. Однако главное — представление о сложном многоступенчатом пути развития материи, предшествующем зарождению жизни на Земле, — несомненно, сохранится.

### Образование химических элементов

Около 20 млрд. лет назад где-то в просторах Вселенной возникло большое водородное облако. В результате гравитации (сил тяготения) облако начало сжиматься. Гравитационная энергия стала переходить в тепловую, облако разогрелось и превратилось в звезду. После того как температура внутри звезды достигла миллионов градусов, начались ядерные реакции превращения водорода в гелий. Из четырех атомных ядер водорода образовалось одно атомное ядро гелия. Этот процесс сопровождался выделением энергии. В силу ограниченности запасов водорода его ядерные реакции постепенно приостанавливались, давление внутри звезды ослабевало, ничто уже не препятствовало силам гравитации, и звезда снова начала сжиматься.

Гравитационное сжатие вызвало новый подъем температуры. Началось превращение гелия: каждые три ядра гелия превращались в ядро углерода.

Гелий горит быстрее водорода, тепловое давление внутри звезды преодолело силы гравитации — звезда снова стала расширяться. На этом этапе она состояла из очень горячего и плотного ядра, в котором продолжалось горение гелия, и разреженного вещества — оболочки гигантских размеров, состоящей преимущественно из не сгоревшего водорода. Астрономы называют такие звезды красными гигантами.



Ядерные процессы внутри звезды продолжались. Ядра гелия, объединяясь с ядрами углерода, образовывали ядра кислорода, а затем неона, магния, кремния, серы и т. д. Когда догорали остатки ядерного горючего, некоторые звезды утрачивали устойчивость и взрывались. Возникали так называемые сверхновые звезды.

Во время взрыва происходят два важных события, имеющих огромные последствия: синтезируется масса тяжелых химических элементов, небольшая часть вещества звезды, содержащая эти элементы, выбрасывается в космос, смешиваясь с водородом. Таким образом, происходил синтез всех встречающихся на Земле химических элементов и распространение их в космическом пространстве. В результате следующее поколение звезд, образовавшееся из водорода, уже с самого начала содержало примесь тяжелых элементов. Солнце как раз и принадлежит к числу звезд, возникших из обогащенного тяжелыми элементами водородного облака, их концентрация на Солнце (0,044%) в четыре раза выше, чем в космосе (0,011%).

«Солнце — весьма «пожилая» звезда в том смысле, что оно должно было уже «пережить» ряд взрывов сверхновой, в ходе которых возникли тяжелые элементы, являющиеся в настоящее время основными компонентами Земли»<sup>2</sup>.

Существует несколько гипотез образования планет. Так как по своему химическому составу планеты очень сходны с Солнцем, наиболее вероятна гипотеза, согласно которой они образовались из остатков того же облака, из которого возникло само Солнце.

«Звезды должны собраться, взорваться и вновь собраться для того, чтобы пренебрежительно малая доля исходной материи превратилась в те разнообразные вещества, которые мы видим на Земле... Потребовалось чрезвычайно много времени и чрезвычайно большое количество материала, чтобы создать вещество нашего мира»<sup>3</sup>. Оно начало образовываться около 20 млрд. лет тому назад!

<sup>2</sup> Кальвин М. Химическая эволюция. М.: Мир, 1971, с. 115.

<sup>3</sup> Вайскопф В. Наука и удивительное. М.: Наука, 1965, с. 199—200.



## Хаос, организация, информация

В ходе эволюции материи из относительно простого возникает более сложное — все разнообразие химических элементов. Создается впечатление, что организация возникает из хаоса. Так ли это? И вообще что такое хаос, организация, информация?

Противопоставление организованного неорганизованному, порядка — хаосу принадлежит к числу самых древних представлений. Аристотель в «Метафизике» цитирует греческого философа Гесиода, жившего в VIII в. до н. э.: «В самую первую очередь возник хаос, а затем уже Гея (Земля) с широкой грудью»<sup>4</sup>. В библейской мифе о происхождении мира бог создал организованную вселенную из первоначального хаоса. Английский кибернетик Ст. Бир не без основания утверждает, что в основе многих современных концепций лежит это древнее представление о первичности хаоса (1965). В подтверждение мысли Бира можно, в частности, сослаться на книгу английского ученого Д. Бернала, в которой проблема возникновения жизни отождествляется с вопросом, «как из беспорядка возник порядок... как возник порядок в практически неупорядоченном мире»<sup>5</sup>.

Однако, что такое хаос? Пожалуй, наилучший ответ на этот вопрос дал У. Р. Эшби (1959). Хаос, по Эшби, неограниченное разнообразие, т. е. отсутствие каких-либо связей между элементами. Предметы и явления представляют собой примеры ограничения разнообразия.

Таким образом, понятие «хаос» — философская абстракция, мир без связей и взаимодействий. Естественно, что подобный мир не способен развиваться самостоятельно. Поэтому представление о первичном хаосе неразрывно связано с идеей о высшей организующей силе — боге-творце, с представлением о сверхъестественном происхождении организованности Вселенной. Подобная Вселенная, будучи предоставлена сама себе, способна только упрощаться и разрушаться. Немецкий ученый Ф. Ауэрбах писал: «Акт творения — это единственный акт всеобщего сосредоточения мировой энергии, образование противоположностей и максимальных ценностей... С тех пор —

<sup>4</sup> Аристотель. Метафизика. М.—Л.: Соцэкономиздат, 1934.

<sup>5</sup> Бернал Д. Возникновение жизни. М.: Мир, 1969, с. 30, 191.



если рассматривать мир как таковой — все убывает, и мы не знаем ни об одном, хотя бы самом незначительном приращении... В Космосе, взятом в целом, нет развития»<sup>6</sup>.

Абстрактному представлению о мире без внутренних, присущих самим вещам и явлениям связей и взаимодействий противостоит идея всемирной связи всех предметов и процессов. «Все vermittelt = опосредствовано, связано в едином, связано переходами..., — писал В. И. Ленин. — ...Причина и следствие, ergo, лишь моменты всемирной взаимозависимости, связи (универсальной), взаимосцепления событий, лишь звенья в цепи развития материи»<sup>7</sup>.

Вселенная организована. Организованность обнаруживается не только в мире живых существ, где на нее уже давно обратили внимание, но и в элементах неживой природы от элементарных частиц до звездных систем и скоплений галактик. «Порядок более естествен, чем хаос», — пишет Бир<sup>8</sup>. Организованность — не привнесенная извне творцом особенность мира, деградирующая после акта творения, а ее неотъемлемое свойство.

Таким образом, нельзя говорить о возникновении организации из хаоса, речь может идти лишь о более простых и более сложных формах организации. Организованность — такое же неотъемлемое свойство предметов и процессов, как вещество и энергия.

Вещество и энергию можно сравнительно легко измерить — вещество в граммах, энергию в эргах. Можно ли измерить организацию? Долгое время сама постановка такого вопроса казалась лишенной смысла. В самом деле, в каких единицах измерять организованность собаки, березы, кристалла поваренной соли и других предметов? С развитием кибернетики и теории информации этот вопрос перестал представляться столь нелепым. Были сопоставлены два понятия: организация и информация.

Под конкретной организацией обычно понимается какая-то совокупность элементов, связанных между собой определенным образом. Заяц, скажем, представляет собой организацию живых клеток, тканей, органов, объ-

<sup>6</sup> Ауэрбах Ф. Эктропизм, или физическая теория жизни. СПб: Образование, 1911, с. 32, 45.

<sup>7</sup> Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. 29, с. 92, 143.

<sup>8</sup> Бир Ст. Кибернетика и управление производством, М.: Наука, 1965, с. 285.



единенных в некое морфофизиологическое единство. Стол — тоже организация, смонтированная из характерных частей. Три момента характеризуют организацию: наличие нескольких компонентов, сходных или различных, существование связей между ними и особенности этих связей, придающие конкретной организации определенную форму и устойчивость.

Более сложен вопрос о содержании понятия «информация». До работ основателя кибернетики Норберта Винера и автора теории передачи информации по каналам связи Клода Шеннона под информацией понимали сообщение, содержащее какие-то сведения. Совинформбюро, скажем, во время Великой Отечественной войны 1941—1945 гг. информировало о положении на фронтах; газеты, радио, телевидение ежедневно информируют о событиях в нашей стране и за рубежом; в процессе обучения ученики воспринимают информацию, передаваемую преподавателем, усваивают ее путем чтения учебных пособий и на практических занятиях; исследователь, изучая какое-либо явление, процесс или предмет, стремится как можно больше узнать о нем, т. е. извлечь из него как можно больше информации. В информации, следовательно, находят отражение какие-то реальные процессы, явления, особенности строения. Сообщение Совинформбюро отражало ход боев с фашистами на полях сражений; средства массовой информации отражают ход различных событий на нашей планете; в информации, полученной исследователем в результате изучения каких-либо процессов или явлений, отражается их специфика, находят выражение особенности их организации. Иначе говоря, «информация существует постольку, поскольку существуют сами материальные тела и, следовательно, созданные ими неоднородности. Всякая неоднородность несет с собой какую-то информацию»<sup>9</sup>, — пишет академик В. М. Глушков и поясняет далее: звезды, например, создавая определенную неоднородность в распределении вещества и энергии, служат источником информации. То же самое можно сказать о любом предмете или явлении окружающего нас мира. Таким образом, источником информации является организация.

<sup>9</sup> Глушков В. М. О кибернетике как науке. — В кн.: Кибернетика, мышление, жизнь. М.: Мысль, 1964, с. 53.



В силу того, что все предметы и процессы окружающего нас мира связаны между собой в той или иной мере различными категориями связей, они неизбежно обмениваются не только веществом и энергией, но и информацией.

При одинаковом порядке сложности обмен в равной мере обогащает оба (или несколько) взаимодействующих компонента; в случае взаимодействия сложной системы с относительно простой они извлекают из этого взаимодействия разную информацию. Иначе говоря, каждое взаимодействие обязательно сопровождается отбором лишь той информации, которая соответствует структуре взаимодействующих компонентов. Организмы получают из неорганической среды информацию об особенностях химических элементов и соединений, об их распределении, об источниках свободной энергии; неорганическая природа — информацию о продуктах метаболизма. В результате организм обогащается веществом, энергией и информацией, а неорганическая среда видоизменяется в итоге накопления продуктов жизнедеятельности, т. е. также становится информационно другой. Взаимодействие лис и зайцев представляет собой взаимоотношение сложных организмов. Решающую роль при этом играют реакции поведения — результат высшей нервной деятельности. Таким образом, обмен информацией между взаимодействующими компонентами представляет собой своеобразный обмен сведениями об их организации.

Способность извлекать информацию из окружения, очевидно, определяется особенностями взаимодействующих компонентов. «Стакан есть, бесспорно, и стеклянный цилиндр и инструмент для питья. Но стакан имеет не только эти два свойства или качества или стороны, а бесконечное количество других свойств, качеств, сторон, взаимоотношений и «опосредствований» со всем остальным миром», — говорит В. И. Ленин<sup>10</sup>. Далее В. И. Ленин перечисляет некоторые другие особенности стакана: тяжелый предмет, пресс-папье, помещение для пойманной бабочки и т. д. К этому можно добавить, что стакан может стать вещественной уликой для следователя, предметом размышления о развитии стекольного дела, подарком и т. п. А вот для лягушки, жука и подавляющего

<sup>10</sup> Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. 42, с. 289.



количества других животных он в принципе неотличим от любого камня. Волны прибоя будут обкатывать стакан так же, как и другие камни, пока он не превратится в россыпь гладких стекляшек...

Значит, один и тот же предмет, обладая бесконечным количеством свойств и, следовательно, бесконечным потенциалом информации (вспомним, что В. И. Ленин говорил о неисчерпаемости электрона), в зависимости от того, с кем или с чем он вступает в связь, обнаруживает различную информационную ценность. «Текст очень содержательной математической статьи не содержит по существу никакой информации для человека, который не является специалистом в данной области математики»<sup>11</sup>. Этот же текст уже не содержит ничего нового и для его автора.

Информационная ценность предмета или явления, таким образом, зависит не от количества заключенной в нем информации (оно бесконечно!), но от того, кто или что этой информацией пользуется. Это, естественно, создает весьма большие трудности в измерении информации. В настоящее время благодаря основополагающим работам К. Шеннона разработана пока лишь формальная математическая теория передачи количества информации по каналам связи. Она исходит из представления об информации как о степени снятой неопределенности.

Путник стоит у развилки дороги, не зная по какой дороге идти дальше, чтобы дойти до поселка А. Встречный указывает: нужно выбрать правую дорогу. Неопределенность устраняется в результате выбора одного из двух возможных путей. Указание встречного оценивается в один бит (от английских слов binary digit, т. е. «двоичный разряд»). Допустим, что наш путник для того, чтобы попасть в поселок А, должен сделать на встречных развилках дороги еще два выбора, сначала выбрать левую дорогу, потом правую. Следовательно, для достижения поселка А он должен сделать три выбора, т. е. получить информацию, равную трем битам. Приятель из поселка А, к которому направлялся наш путник, мог заранее передать информацию о дороге по телефону или телеграммой в виде сочетания букв ПЛП (правая, левая,

<sup>11</sup> Шрейдер Ю. А. Об одной модели семантической теории информации. — В кн.: Проблемы кибернетики, вып. 13. М.: Наука, 1965, с. 235.



правая), или (если  $P = 1$ , а  $L = 0$ ) в виде числа 101. Количество переданной информации при этом равнялось бы трем битам. В сочетании букв ПЛП или в числе 101 нет ни путника, ни дороги, ни поселка А, но в них есть то, что в данный момент нужно путнику — указание маршрута следования. И это может быть измерено достаточно точно.

Математическая теория информации позволяет подсчитывать в битах количество информации, содержащейся в том или ином сообщении, в литературном произведении. (Ясно, например, что во всех томах энциклопедий содержится больше информации, чем в одном томе, причем примерно во столько раз, сколько всего томов в энциклопедии). Некоторые исследователи пытались применять ее для оценки организованности живых существ или их сообществ, однако пока без особого успеха. К сожалению, как справедливо говорит академик В. А. Энгельгардт, «математические аспекты теории информации еще не находят отчетливых приложений к анализу элементарных основ жизненных явлений, хотя имеются основания предполагать, что благодаря универсальности принципов этой теории дальнейшее ее развитие откроет возможности для такого рода приложений, которые будут все расширяться и углубляться»<sup>12</sup>.

В настоящее время мы вынуждены ограничиться следующими положениями, которые разделяются большинством исследователей:

I. Все предметы и процессы Вселенной, как и сама Вселенная, представляют собой тройственное единство вещества, энергии и организации.

II. В процессе взаимодействия предметы обмениваются между собой веществом, энергией и информацией. В информации находят отражение особенности организации взаимодействующих предметов.

III. При взаимодействии предметов и процессов специфичность обмена информацией обусловлена особенностями организации взаимодействующих объектов: более организованные объекты способны извлекать из окружения большую информацию, чем менее организованные, одно-

<sup>12</sup> Энгельгардт В. А. Проблема жизни в современном естествознании. — В кн.: Ленин и современное естествознание. М.: Мысль, 1969, с. 277.



временно они сами служат источником большей информации.

IV. Поскольку каждая организация может быть охарактеризована бесконечным количеством свойств, постольку бесконечно и количество информации, которое в принципе может быть из нее извлечено. Однако отдельные аспекты информации поддаются математической обработке, что вселяет надежду на то, что не только вещество и энергия, но и степень организованности в конце концов получают удовлетворительную относительную количественную оценку.

Вернемся, однако, к проблеме возникновения сложного из относительно простого. Для этого требуется:

1. Наличие массы относительно простых компонентов.
2. Принципиальная способность компонентов к образованию связей.
3. Источник энергии, обеспечивающий взаимодействие между компонентами.
4. Условия, благоприятствующие некоторой стабильности вновь образующихся систем.

Для обеспечения многостадийности процесса, помимо перечисленных четырех условий, требуется еще пятое — сохранение возможности участия вновь возникшей организации в дальнейших эволюционных преобразованиях. В случае преобразования водородного облака имели место все пять условий:

1. Водород — самый распространенный элемент во Вселенной.

2. Экспериментально доказана способность водорода превращаться при высоких температурах в гелий. Ядерный синтез лежит в основе взрывной реакции водородной бомбы.

3. Источником энергии синтеза служат силы гравитации, переходящие в тепловую энергию движения атомов, а также особые условия, создающиеся при взрывах звезд, ведущих к образованию сверхновых звезд.

4. Относительная стабильность вновь возникших химических элементов обеспечивается, во-первых, внутриядерными силами и, во-вторых, выбросом в космическое пространство при взрывах звезд.

5. Выброс некоторой части тяжелых элементов в Космос открывает возможности для их участия в дальнейшей эволюции материи. «Значительная, вероятно



большая часть этих тяжелых атомов навсегда остается в плотных белых карликах. Только выброшенное в межзвездную среду вещество продолжает участвовать в дальнейшей эволюции звезд и туманностей»<sup>13</sup>.

Возникновение сложных химических элементов из водорода, таким образом, — длительный, сложный и многоступенчатый процесс. Их структура и распространенность — результат циркуляции веществ между звездами и межзвездной средой, своеобразного космического круговорота веществ, а также отражение космической истории их формирования.

Возникновение более сложной организации из относительно простой, следовательно, представляет собой закономерную интеграцию в небольшом объеме особенностей эволюции больших материальных систем. Прогрессивное развитие, характеризующееся возникновением сложного из простого, представляет собой в своей сущности процесс интеграции рассеянной информации.

### Планетарные предпосылки развития жизни

Образование химических элементов в недрах звезд — закономерный процесс эволюции материи. Но для ее дальнейшего развития в направлении жизни необходимы планетарные системы с условиями, благоприятными для возникновения живого.

Первое условие: жизнь может развиваться на планете, масса которой не превышает определенной величины. Так, если масса планеты превысит  $1/20$  массы Солнца, на ней начнутся интенсивные ядерные реакции, поднимется температура, она начнет светиться. Даже планета с массой, составляющей  $0,01$  массы Солнца, по своим температурным данным непригодна для развития жизни. Планета, имеющая массу  $0,001$  массы Солнца, будет холодной, но в ее атмосфере сохранится водород, аммиак, метан в соотношениях, характерных для Космоса, а лучи Солнца не смогут проникать сквозь мощную атмосферу. Таковы Юпитер, Сатурн и другие крупные планеты солнечной системы. Следовательно, планеты большой массы непригодны для развития жизни.

<sup>13</sup> Аллер Л. Распространенность химических элементов. М.: ИЛ, 1963, с. 352.



Другая крайность — планеты малой массы типа Меркурия и Луны. Они в силу слабой интенсивности тяготения не способны удерживать в течение длительного времени атмосферу, необходимую для развития жизни. Из планет солнечной системы первому условию, таким образом, удовлетворяют лишь Земля, Венера и в меньшей степени Марс. А. И. Опарин и В. Г. Фесенков (1956) оценивают вероятность встречи в Космосе планеты подходящей массы в один процент.

Второе важное условие — относительное постоянство и оптимум радиации, получаемой от центрального светила. Для соблюдения этого условия планета должна иметь орбиту, приближающуюся к круговой, ее расстояние от звезды не должно быть слишком малым или слишком большим. Наконец, центральное светило должно характеризоваться относительным постоянством излучения. Переменные и тем более взрывающиеся звезды явно не подходят. Вероятность второго условия А. И. Опарин и В. Г. Фесенков оценивают в 0,01%.

Вычисления вероятности соблюдения первого и второго условий (оптимум массы и постоянства, оптимум радиации) дают величину, равную 0,001%. Это значит, что лишь около одной из 100 тыс. звезд или, как полагают А. И. Опарин и В. Г. Фесенков, даже около одной из миллиона можно найти планету с условиями, не препятствующими развитию жизни. В нашей Галактике, где насчитывается более 150 млрд. звезд, таких планет будет несколько сотен. Однако отсутствие космических препятствий к развитию жизни еще не означает, что жизнь на них обязательно разовьется.

В недрах звезд образовались химические элементы. Из них складывается Земля. В табл. 1 сопоставлено относительное содержание химических элементов в веществе звезд, в солнечном веществе и в телах растений и животных<sup>14</sup>.

Основываясь на данных таблицы, можно сделать вывод о почти полном тождестве элементарного состава звездного и солнечного вещества и о существенном возрастании процентного содержания тяжелых элементов в телах растений и животных. Второй вывод, пожалуй, еще более примечателен: четыре элемента — водород, углерод, азот и кислород, наиболее широко распространенные во Все-

<sup>14</sup> Кальвин М. Химическая эволюция. М.: Мир, 1971, с. 113, 116.



Таблица 1

Элементарный состав звездного и солнечного вещества при сопоставлении с составом растений и животных

Химический элемент	Содержание в %			
	Звездное вещество	Солнечное вещество	Растения	Животные
Водород (H)	81,76	87,0	10,0	10,0
Гелий (He)	18,17	12,9	—	—
Азот (N)	0,33	0,33	0,28	3,0
Углерод (C)			3,0	18,0
Магний (Mg)			0,08	0,05
Кислород (O)	0,03	0,25	79,0	65,0
Кремний (Si)	0,01	0,004	0,15	0,254
Сера (S)				
Железо (Fe)				
Другие элементы	0,001	0,04	7,49	3,696

ленной, в организмах тоже представлены в наибольшем количестве — от 92,28 до 96,0% от общего числа химических элементов, составляющих их тела. Живые организмы, таким образом, построены из наиболее простых и наиболее распространенных в космосе атомов.

Жизнь прежде всего использовала самые доступные атомы. Водород, углерод, азот и кислород находятся в двух первых периодах таблицы Д. И. Менделеева. Атомы этих элементов имеют наименьшие размеры и способны к образованию устойчивых и кратных связей. Углерод способен, кроме того, образовывать длинные цепи, что обуславливает возможность возникновения сложных полимеров. Кратные двойные и тройные связи повышают реакционную способность атомов.

Два других химических элемента — фосфор и сера, занимающие место в третьем периоде таблицы Менделеева, также обладают способностью образовывать кратные связи. По мнению лауреата Нобелевской премии американского биохимика Дж. Уолда (1964), это делает их особенно пригодными для накопления энергии и ее переноса строго дозированными порциями. Кроме того, сера входит в состав белков, а фосфор — неотъемлемая состав-



ная часть нуклеиновых кислот; высшая нервная деятельность также связана с фосфорным обменом.

Часто, особенно в популярной литературе, обсуждается вопрос возможности развития жизни на основе других химических элементов. В частности, дебатировалась проблема замены углерода кремнием, а воды аммиаком. Уолд категорически отвергает обе эти возможности. Кремний не способен к образованию кратных связей. Соединение углерода с кислородом в форме угольной кислоты — легко растворимый в воде газ, хорошо используемый организмами или легко выделяемый ими в процессе обмена. Двуокись кремния — кварц — исключительно плотный, твердый, инертный материал, не способный к активным реакциям. Атомы кремния, подобно углероду, способны соединяться друг с другом, образуя длинные цепи. Однако эти цепи неустойчивы в присутствии воды, аммиака и кислорода. Так как жизнь без воды, по-видимому, невозможна, кремний не может заменить углерод. Всякие рассуждения о кремниевых организмах принадлежат к области малообоснованных фантазий. Не меньшие трудности возникают перед гипотезой замены воды аммиаком.

Кроме перечисленных шести химических элементов-органогенов, в состав живых организмов входят положительные ионы металлов натрия, калия, магния, кальция и отрицательный ион хлора, а также микроэлементы, встречающиеся в организмах в следовых количествах, — марганец, железо, кобальт, медь, цинк — и еще более редкие — бор, алюминий, ванадий, молибден, йод. Таким образом, в состав вещества жизни входит 21 химический элемент. Встречаются и другие атомы, но менее регулярно и, как правило, еще в меньших количествах.

Субстрат жизни, следовательно, построен из трех категорий атомов: из наиболее доступных, наиболее пригодных и имеющих специальное назначение. Кремний не входит в состав 21 элемента, из которых построены основы живого субстрата, однако он активно используется диатомовыми водорослями для формирования кремниевых створок, некоторыми губками для построения скелета и даже высшими растениями для придания прочности стеблю и т. д. Йод входит в состав гормона щитовидной железы позвоночных животных — тироксина, играющего большую роль в обмене веществ, и, в частности, в явлениях метаморфоза у амфибий. Включение в субстрат жизни не



только самых распространенных элементов, но и элементов, особенно пригодных для осуществления жизнедеятельности, свидетельствует, что жизнь основывается на свойствах этих атомов. Они не просто части машины, которые без вреда можно заменить аналогичными частями, сделанными из другого материала, как, например, нередко в предметах домашнего обихода металл заменяется пластмассой. Для осуществления функций жизни важны химические свойства составляющих ее атомов, в которых, в частности, выражаются квантовые закономерности. Поэтому вряд ли можно согласиться с идеей о принципиальной возможности моделирования живой системы на основе других элементов, о чем несколько лет тому назад писали некоторые математики.

Эволюция вещества в направлении жизни обеспечивается совершенно определенными космическими и планетарными условиями, а также наличием на планете некоторых веществ и в первую очередь, конечно, жидкой воды.

Значение воды в жизнедеятельности организмов определяется целым рядом физических свойств этого соединения. Замечательны термические свойства воды — большая теплоемкость, высокая скрытая теплота плавления и испарения, низкая теплопроводность, расширение перед замерзанием. Эти свойства обеспечивают относительное постоянство температурного режима океанов, что обуславливает уменьшение амплитуды колебания температуры на земной поверхности. Особые отношения воды к температуре ответственны за ее круговорот в природе, играющий такую большую роль в геологической истории планеты. Температурная аномалия воды — расширение перед замерзанием — в сочетании с аномальным изменением плотности в интервале от 0 до 4° обеспечивает перемешивание водных масс и препятствует промерзанию водоемов. Не будь этих аномалий, водоемы были бы малоприспособленными для жизни. Образующийся в холодное время года лед, опускаясь на дно, превратил бы водные бассейны в залежи льда, оттаивающие летом лишь с поверхности.

Вода благодаря высокой теплоемкости и низкой теплопроводности обеспечивает относительное постоянство температуры океанов; она играет, в сущности, ту же роль и в организмах, способствуя сохранению температуры тела. Ни одно вещество не могло бы обеспечить постоянство температуры с большим успехом.



Замечательны свойства воды как растворителя. Эти свойства и исключительная подвижность делают воду основным фактором обмена веществ в неорганической природе. Ту же роль она исполняет и в организмах: растворенные неорганические и органические вещества поступают потребителям. Без этого свойства не могли бы существовать планктон, неподвижные организмы, в частности высшие растения. Особое значение вода как растворитель и переносчик питательных веществ, естественно, имела в раннем периоде существования жизни, до развития у организмов органов активного движения. С помощью воды осуществляется транспортировка веществ внутри организма, от одних частей тела к другим, с водой выделяются продукты распада.

Таким образом, органический обмен веществ, связанный с поглощением питательных веществ, их перестройкой и выделением продуктов метаболизма, имеет своим гомологом обмен в неорганической природе, осуществляющийся так же, как и в организме, с помощью воды.

Этим роль воды не ограничивается. Высокое поверхностное натяжение обеспечивает поднятие ее в капиллярах. Без этого свойства организмы вряд ли вышли бы из воды на сушу, сухопутная растительность не могла бы существовать, так как питание высших растений основано на капиллярности воды.

Адсорбционная способность коллоидов зависит от поверхностных свойств растворителя, определяющих особенности поглощения веществ из внешней среды и их распределения на поверхностях коллоидных систем. В силу этого поверхностные свойства воды оказываются весьма существенными для внутриклеточного обмена.

Практическая несжимаемость воды позволяет организмам населять большие глубины. Благодаря оптическим особенностям, в первую очередь прозрачности, в воде на значительных глубинах может идти фотосинтез.

Вода на Земле представляет собой раствор солей, газов, в частности углекислоты. Американский физиолог Л. Гендерсон (1924) считает углекислоту веществом, занимающим второе после воды место по «своей пригодности для жизни». Благодаря высокой растворимости углекислота так же подвижна, как и вода. Так как этот газ содержится в атмосфере, никакие химические процессы не могут его извлечь из вод океана. Важное свойство углекислоты —



способность поддерживать в растворе со своими нейтральными солями постоянство концентрации водородных ионов, так называемую буферность. Большую роль играет углекислота и в поддержании реакции крови, близкой к нейтральной. Значение углекислоты как источника углерода в питании зеленых растений и некоторых хемотрофных бактерий общеизвестно.

Разбирая свойства таких веществ, как углерод, водород и кислород, составляющих главную массу вещества организмов, Гендерсон обнаруживает и у них ряд свойств, которые делают их исключительно подходящими как к образованию органических веществ, так и к построению веществ неорганической среды, в которой организм живет и развивается.

Следует еще остановиться на тех особенностях океана, которые способствовали развитию в нем жизни. В самом деле, воды океана обладают относительно постоянной температурой, весьма устойчивым составом минеральных солей, константной концентрацией водородных ионов, постоянным осмотическим давлением и подвижностью, обеспечивающей перенос питательных веществ и их разнообразие.

Океан, таким образом, представляет собой идеальную среду по исключительному постоянству физических условий жизни, по богатству и разнообразию источников питания. Трудно было бы ожидать возникновения жизни в условиях непостоянной, изменчивой среды.

Итак, около 4—4,5 млрд. лет назад на Земле создались космические, планетарные и химические условия для более специализированного пути эволюции — развития материи в направлении жизни.

Эволюция звездного вещества привела к образованию необходимых химических элементов, формирование солнечной системы обеспечило одной из планет — Земле — условия дальнейшего усложнения материи. Важнейшее из этих условий — планетарный круговорот воды, атмосферы, минеральных элементов, вызванный излучением центрального светила и тектонической деятельностью молодой планеты. Планетарный абиогенный круговорот веществ обусловил взаимодействие минеральных элементов, без которого невозможна эволюция материи в направлении жизни. Ясно, однако, что круговорот, будучи совершенно необходимым условием, вместе с тем не является условием



достаточным. В той или иной форме он может происходить и на планетах, лишенных других условий, необходимых для развития жизни, например при высоких температурах. Ведь факторы, вызывающие его, — неравномерность нагревания со стороны центрального светила, тектоническая деятельность, возмущающее влияние соседних планет и спутников, выражающееся в приливах и отливах, — в какой-то мере действуют везде.

#### От образования тяжелых атомов к возникновению молекул органического вещества

Основополагающие работы А. И. Опарина и его многочисленных последователей позволили нарисовать вероятную картину зарождения жизни на Земле. Первоначально казалось, что этот процесс начинается с синтеза простейших органических соединений в первичной атмосфере Земли и водах океана под влиянием различных источников энергии. Работы последних лет, однако, показали, что такие соединения, как вода, аммиак, синильная кислота, формальдегид, метилцианид, метилацетилен и некоторые другие вещества, широко распространены в межзвездном пространстве. Формальдегид, в частности, обнаружен примерно в 60% из 22 исследованных областей, его облака с концентрацией примерно тысяча молекул в  $1 \text{ см}^3$  заполняют обширные области пространства. Предшественники аминокислот найдены в метеоритах и в лунном грунте (С. Фокс, К. Дозе, 1975). Таким образом, «Земля уже при самом своем образовании получила эти вещества, так сказать, «в наследство» от Космоса», пишет А. И. Опарин<sup>15</sup>. Связь жизни с Космосом оказалась еще более тесной, чем это предполагалось раньше.

Поступившие из Космоса углеродсодержащие соединения, вместе с веществами первичной атмосферы, т. е. метаном, аммиаком, водородом и парами воды подвергались воздействию различных источников энергии (коротковолновое ультрафиолетовое излучение Солнца, грозовые разряды, высокая температура в районах повышенного вулканизма). В результате подобных воздействий простей-

<sup>15</sup> Опарин А. И. Предисловие к русскому изданию книги Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. М., Мир, 1975, с. 6.



шие органические соединения многообразно изменялись и усложнялись.

Возникали молекулы сахаров, аминокислот, азотистых оснований и других углеродсодержащих соединений, из которых построены белки, нуклеиновые кислоты, жиры и вещества — переносчики энергии, такие, например, как аденозинтрифосфат (АТФ) (рис. 1).

Принципиальная возможность образования сложных соединений из относительно простых была доказана многими исследователями. Еще в 1861 г. известный русский

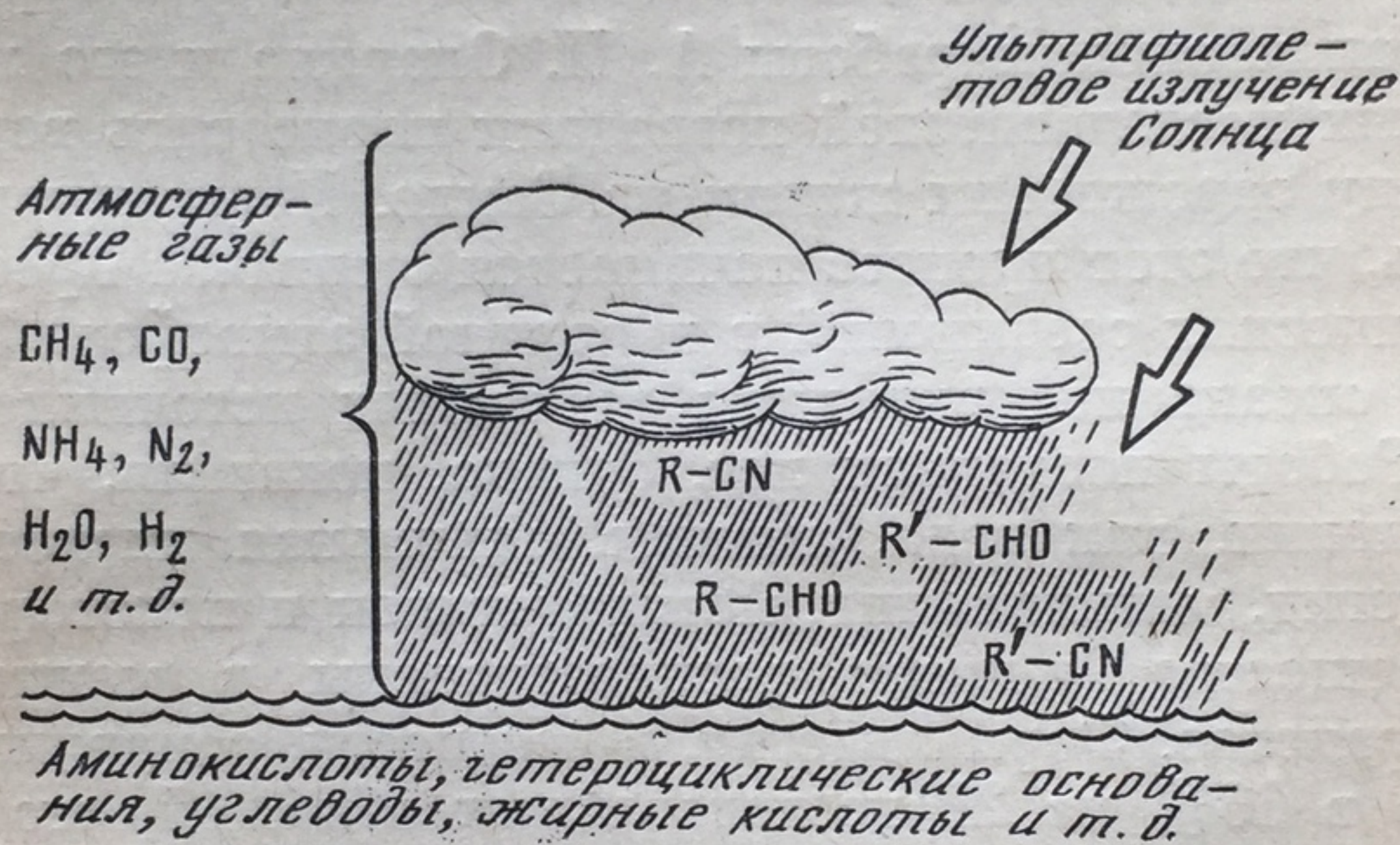


Рис. 1. Образование простейших органических соединений из газов первичной атмосферы под влиянием ультрафиолетового излучения Солнца

ученый, один из основателей органической химии, А. М. Бутлеров, обнаружил, что в растворе формалина в известковой воде при стоянии в теплом месте образуется сахаристое вещество. Шесть молекул формальдегида ( $\text{CH}_2\text{O}$ ), объединяясь, дают более сложно устроенные молекулы сахара.

Другой русский ученый, А. Н. Бах, показал, что в водном растворе формалина и цианистого калия возникают еще более сложные вещества. Эти вещества вполне могли служить питательной средой для микроорганизмов.

Американский исследователь С. Л. Миллер показал в 1953 г., что в результате пропускания искрового разряда через смесь метана, аммиака, водорода и воды возникают аминокислоты: глицин, аланин, саркозин,  $\beta$ -аланин,



$\alpha$ -аминомасляная кислота, N-метилаланин, аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота. Выход глицина составил 2,1% по отношению к исходному количеству углерода. Кроме аминокислот, в ходе реакции образовались и другие соединения, в частности такие органические кислоты, как муравьиная, уксусная, пропионовая, гликолевая, молочная.

Вслед за исследованиями Миллера другие авторы получили такие же результаты, используя иные источники энергии: нагревание, бомбардировку  $\beta$ -частицами, облучение ультрафиолетовыми лучами. Выявилась очень интересная закономерность: различные источники свободной энергии приводили к образованию сходных веществ. Специфичность синтезов определялась не особенностью энергетического источника, а спецификой реагирующего материала.

В этих опытах были соблюдены те условия, которые в более отдаленное время привели к образованию химических элементов в недрах звезд:

1. Имелась масса относительно простых компонентов — газы примитивной атмосферы.
2. Взаимодействие компонентов приводило к образованию более сложных соединений.
3. Имелся источник свободной энергии, необходимой для осуществления синтезов.
4. Вновь образующиеся вещества поступали в воду и тем самым предохранялись от распада на исходные компоненты.

5. Взаимодействие вновь образующихся веществ друг с другом открывало возможность дальнейшей эволюции.

Как уже говорилось, самые различные источники энергии приводят к сходным результатам. Однако это вовсе не значит, что они равноценны. Из всех исследованных форм энергии преимущество следует отдать ультрафиолетовому излучению Солнца (спектральная область от 2000—2500 Å). В пользу такого вывода можно привести два довода. Во-первых, в экспериментальных условиях под влиянием ультрафиолетового облучения указанными длинами волн удается синтезировать практически все простейшие соединения, на основе взаимодействия которых могла происходить дальнейшая эволюция органических соединений. Во-вторых, это наиболее постоянный и вместе с тем достаточно мощный источник свободной энергии.







чивалась лишь в бескислородной среде. Содержание кислорода в атмосфере достигло 1% от современного около 1 млрд. лет назад (Б. С. Соколов, 1976).

Начало эволюции химических соединений в направлении жизни датируется с момента образования земной коры, т. е. около 4,5 млрд. лет тому назад. Следовательно, этап биохимической эволюции, приведший в конце концов к формированию простейших организмов, превышает 2 млрд. лет!

### Возникновение биотического круговорота

Итак, формирование первичных организмов из неорганических соединений типа сахаров, аминокислот, азотистых оснований, полифосфорных соединений, органических кислот и других относительно простых веществ заняло около двух миллиардов лет. По поводу того, как все это происходило, было высказано несколько точек зрения. Одно время широким распространением пользовалась точка зрения, согласно которой возникновение первичной живой молекулы из неживых компонентов — процесс чисто случайный. В результате взаимодействия простейших веществ вдруг, случайно возникла живая молекула, способная размножаться. Такого представления придерживался известный американский генетик лауреат Нобелевской премии Г. Меллер (1937). По его мнению, элементарная единица наследственности — ген — одновременно является и основой жизни. Жизнь возникла в форме гена, путем случайного сочетания атомных группировок и молекул, встречающихся в водах первичного океана.

Некоторые исследователи попытались подсчитать вероятность случайного возникновения сложной молекулы из простых соединений. Рибонуклеиновая кислота вируса табачной мозаики, например, содержит в своем составе 6000 расположенных определенным образом нуклеотидов. Немецкий биохимик Г. Шрамм (1966) привел расчет вероятности возникновения этого соединения в результате случайного сочетания нуклеотидов. Получается  $1 : 10^{2000}$ . Масса Вселенной исчисляется величиной порядка  $10^{80}$  протонов. Шрамм пишет, что за  $10^9$  лет, отведенных для синтеза простейшего организма, трудно рассчитывать получить одну молекулу рибонуклеиновой кислоты вируса табач-



ной мозаики даже в том случае, если бы весь Космос представлял собою реагирующую смесь нуклеотидов. При современном уровне знаний биохимического строения субстрата жизни гипотеза внезапного случайного возникновения живой молекулы из неживых компонентов уже не может рассматриваться как серьезная.

Начиная с 1924 г. — года появления первой монографии А. И. Опарина о возникновении жизни на Земле — все большее значение приобретает другая точка зрения — эволюционное возникновение живого в результате взаимодействия простейших органических соединений, постепенно объединяющихся во все более и более сложные комплексы. Этому процессу благоприятствовало высокое содержание простых органических соединений в поверхностных водах молодой Земли, достигавшее концентрации от одного (К. Саган) до 10% (Т. Юри), наличие весьма разнообразных условий (различных глубин, мелких и крупных водоемов, районов повышенного вулканизма и т. д.), постоянный приток свободной энергии, в частности, ультрафиолетового излучения Солнца. На базе круговорота, включающего атмосферу, гидросферу, растворенные в воде минеральные элементы, который можно назвать большим абиотическим круговоротом, возник круговорот органического вещества. Если основным содержанием абиотического круговорота был перенос минеральных элементов с одного места на другое или изменение агрегатного состояния (круговорот воды), то в круговороте органических веществ существенными стали процессы синтеза и разрушения: сохранялись более устойчивые соединения, распадались малоустойчивые, оказывающиеся в силу этого своеобразной «пищей» для относительно устойчивых. Соотношение процессов синтеза и распада органических соединений зависело, однако, не только от их химической природы, но и от места в круговороте органического вещества.

В поверхностных слоях водоемов днем под влиянием интенсивного ультрафиолетового облучения преобладали процессы распада; на глубине, а также ночью и в поверхностных слоях преимущественно шел синтез. По мере обогащения водоемов органическим веществом, поглощающим ультрафиолетовое излучение Солнца, глубина зоны синтеза уменьшалась, а следовательно, увеличивалась вероятность возникновения все новых и новых, все более и

более сложных органических веществ. Одна из главных функций. Этот круговорот. На его основе шло становление, отличающих живых существ.

Вывод о решающей роли разрушения органических веществ становится очевидным. Следует остановиться на процессах разрушения органических веществ. Это, как и само собой разумеется, сложный процесс. Предположение неизменности только синтетических веществ за миллиарды лет. Агрегаты без обмена. Стабилизация. Невозможность французского физика в 1870 г.: «Жизнь — это синтез, и органический синтез — это разрушение».

Если жизнь началась с синтеза и разрушения, то по-видимому, на первоначальном этапе органического синтеза, в частности, Д. Бернал (1969), в теоретических предположениях нашей планеты.

Таким образом, в жизни неизбежно должно существовать взаимодействие между простейшими и более сложными органическими веществами.

Вопрос об источниках энергии и в начале прошлого века. Бернал К. Курс общей химии. М. М. Камшилов.



более сложных органических соединений из относительно простых веществ.

Одна из главных особенностей жизни — круговорот органического вещества, основанный на постоянном взаимодействии противоположных процессов синтеза и деструкции. Этот круговорот, по-видимому, возник очень рано. На его основе шло формирование всех других особенностей, отличающих живые организмы от тел неживой природы.

Вывод о решающей роли взаимодействия синтеза и деструкции органического вещества в формировании жизни становится очевидным не сразу, и на его обосновании следует остановиться более подробно. Предположим, что процессы деструкции господствуют безраздельно. Само собой разумеется, что на такой основе возникновение сложного из простого невозможно. Но и противоположное предположение неизбежно ведет в тупик. Если происходят только синтетические процессы, все органические вещества за миллиарды лет преобразуются в какие-то сложные агрегаты без обмена веществ. Это будет не жизнь, а кристаллизация. Нельзя не вспомнить слова выдающегося французского физиолога Клода Бернара, писавшего в 1870 г.: «Жизнь может быть только там, где есть вместе и синтез, и органическое разрушение»<sup>17</sup>.

Если жизнь начала развиваться как единство процессов синтеза и деструкции органического вещества, она, по-видимому, на первых этапах не была связана с отдельными организмами. Иначе говоря, жизнь появилась раньше живых организмов. Такой точки зрения придерживался, в частности, выдающийся английский биолог Д. Бернал (1969), внесший весьма существенный вклад в теоретические представления о ранних этапах развития жизни на нашей планете.

Таким образом, жизнь на первых этапах своего развития неизбежно должна была пройти стадию взаимодействия между простейшими органическими соединениями, содержащими некоторый запас энергии, накопленной за счет ультрафиолетового излучения Солнца.

Вопрос об источниках энергии первичных биосинтезов различные исследователи решали по-разному. В конце прошлого и в начале нашего века господствовало пред-

<sup>17</sup> Бернар К. Курс общей физиологии. СПб.: Изд-во Билибина, 1878, с. 110.



ставление, согласно которому сначала возникли зеленые растительные организмы, способные с помощью энергии видимого солнечного света строить вещества своего тела из простейших минеральных элементов. Изучение фотосинтеза показало, что механизм запасаения световой энергии с помощью хлорофилла (фотоавтотрофия) — процесс весьма сложный, и предполагать, что он мог возникнуть сразу, нет никаких оснований. Сейчас гипотеза первичности фотоавтотрофии отвергнута всеми исследователями. Не лучше обстоит дело с представлением о первичности хемосинтетиков. К таковым относятся микроорганизмы, использующие для целей биосинтезов энергию окисления некоторых неорганических соединений, например соединений железа, серы. Обмен веществ подобных микроорганизмов весьма специализирован. Скорее всего, как думает А. И. Опарин, они являются продуктом длительной эволюции, а не ее пионерами.

На смену представлению первичности автотрофных организмов, использующих для целей биосинтезов энергию Солнца (фотоавтотрофы) или энергию окисления химических соединений (хемоавтотрофы), пришла хорошо разработанная теория А. И. Опарина (1957, 1960) о первичности гетеротрофных форм обмена: «Исходным источником энергии и строительных материалов для первичных живых существ служили абиогенно возникшие органические вещества окружающей организм внешней среды»<sup>18</sup>. Автотрофные организмы, в частности фотосинтетики, развились спустя какой-то промежуток времени: «Способность к фотосинтезу возникла у них значительно позднее как добавочная надстройка на прежний гетеротрофный механизм обмена веществ»<sup>19</sup>.

Главные аргументы в пользу этой гипотезы, как считает А. И. Опарин, заключаются в следующем:

1. «...в основе обмена всех современных организмов лежат системы, специально приспособленные к использованию готовых органических веществ как исходного строительного материала для процессов биосинтеза и как непосредственного источника необходимой для жизни энергии...

<sup>18</sup> Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Наука, 1969, с. 97.

<sup>19</sup> Там же, с. 256.

2. ...подавляющее  
нету биологических  
только при их постро  
ческих веществам  
3. У гетеротрофн  
следов, рудиментарн  
ментных комплексо  
ются необходимыми  
раза жизни»<sup>20</sup>.  
Все три аргуме  
примитивные предс  
способа существова  
одной возможности,  
обсуждается. Речь  
занном В. И. Верн  
функции биосферы,  
нов видов нет ни од  
все геохимические  
сфере изначала. Сле  
состав живой прир  
ным»<sup>21</sup>. Поэтому  
биосферы должно  
одного какого-либо  
отвечающей геохим  
кие по содержанию  
ский биолог Б. П. Т  
вения органического  
ствие возникшего н  
ническим миром, в  
существ»<sup>23</sup>.  
Другой выдающ  
говоря о ранних эта  
лагать, что и тогда  
веществ в природе.  
вляться только в со  
но различные орган

<sup>20</sup> Там же, с. 93, 94.  
<sup>21</sup> Вернадский В. И. Биог  
1940, с. 205.  
<sup>22</sup> Там же, с. 207.  
<sup>23</sup> Токин Б. П. Вопросы б



2. ...подавляющее большинство населяющих нашу планету биологических видов вообще может существовать только при их постоянном снабжении готовыми органическими веществами».

3. У гетеротрофных организмов мы не находим «даже следов, рудиментарных остатков тех специфических ферментных комплексов и сочетаний реакций, которые являются необходимыми для осуществления автотрофного образа жизни»<sup>20</sup>.

Все три аргумента неоспоримо опровергают старые примитивные представления о первичности автотрофного способа существования. Однако они не опровергают еще одной возможности, которая в теории А. И. Опарина не обсуждается. Речь идет о представлении, впервые высказанном В. И. Вернадским. Рассматривая геохимические функции биосферы, он писал в 1931 г.: «...среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции жизни, существующие в биосфере изначала. Следовательно, изначала морфологический состав живой природы в биосфере должен быть сложным»<sup>21</sup>. Поэтому «первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни»<sup>22</sup>. Близкие по содержанию мысли высказывал известный советский биолог Б. П. Токин: «уже с самого начала возникновения органического мира мы имеем не только взаимодействие возникшего живого со своим прародителем, неорганическим миром, но и взаимодействие живых веществ, существ»<sup>23</sup>.

Другой выдающийся советский ученый И. П. Наумов, говоря о ранних этапах развития жизни, писал: «Надо полагать, что и тогда жизнь была возможна как круговорот веществ в природе. А ведь этот последний может осуществляться только в сообществах, объединяющих качественно различные организмы. Именно в таких сообществах и

<sup>20</sup> Там же, с. 93, 94.

<sup>21</sup> Вернадский В. И. Биогеохимические очерки. М.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 205.

<sup>22</sup> Там же, с. 207.

<sup>23</sup> Токин Б. П. Вопросы биологии. Ташкент, 1935, с. 43.



могут возникать внутренние противоречия, служащие двигательной силой эволюции»<sup>24</sup>.

Если первый этап формирования жизни выражается в специфическом круговороте органических соединений, то гетеротрофный и автотрофный способы обмена противопоставлять нельзя. Дело в том, что пока атмосфера содержала метан, аммиак, окись углерода, пары воды, сероводород, под влиянием ультрафиолетового излучения Солнца образовались органические соединения. Эти фотохимические реакции синтеза — несомненный зародыш фотоавтотрофии. Поступая в водоемы, продукты фотохимической реакции вступили во взаимодействие с уже накопившимся в них органическим веществом. Энергия, запасенная в итоге фотохимических реакций, использовалась для новых синтезов. В этом можно усматривать зачаток гетеротрофной формы обмена.

Ультрафиолетовое излучение, служившее сначала источником энергии для синтеза простейших органических молекул, на следующей стадии стало ускорять синтез более сложных соединений в поверхностных слоях водоемов. Исследования многих авторов, в частности и исследования, проведенные в нашей лаборатории, показали, что ультрафиолетовое излучение спектральной области 2400—2900 Å в больших дозах — фактор, разрушающий клетку, в малых дозах стимулирует жизнедеятельность. Большое разнообразие водоемов по глубине и прозрачности воды создавало предпосылки для подбора оптимальных доз ультрафиолетового облучения. Совершенно очевидно, что протоорганизмы, способные использовать ультрафиолетовое излучение Солнца для синтезов, оказывались в преимущественном положении по сравнению со своими конкурентами, питающимися абиогенно возникшими органическими веществами. Автотрофия как особенность всего круговорота органического вещества начинает становиться свойством отдельных классов протоорганизмов.

Представление об использовании ультрафиолетового облучения в примитивных биосинтезах было высказано автором этой книги в 1960 г. на основании эволюционных

<sup>24</sup> Наумов И. П. Взаимодействие со средой единичных организмов и популяций животных. — В кн.: Философские вопросы биологии. М.: Изд-во МГУ, 1956, с. 308.



соображений. Фотосинтез зеленых растений с помощью хлорофилла, согласно этой точке зрения, возник много позднее как эволюционно развившееся приспособление к использованию в биосинтезах фотонов видимого света с меньшей энергией в сравнении с ультрафиолетом. Более детальное изучение вопроса показало, что эта мысль не оригинальна. В частности, американский ученый Г. Блум (1951) на десять лет раньше писал, что фотосинтез особого рода, совершенно отличный от современного, мог возникнуть очень рано в ходе органической эволюции, если даже не в самом ее начале. Он предостерегал против слишком узкого понимания первичного фотосинтеза.

По мнению известного американского исследователя фотосинтеза Г. Гаффрона (1962), первичные фотохимические механизмы, участвовавшие в последовательном создании и накоплении органических веществ, а позднее и живых организмов, сначала использовали фотоны ультрафиолета. По мере изменения солнечного спектра в ультрафиолетовой области в связи с появлением озона, они постепенно приспосабливались к использованию меньших квантов света (энергия которых упала с 9 до 1,3 электрон-вольт на молекулу), но в больших количествах. Гаффрон подразделяет эволюцию энергетики организмов на пять последовательных этапов. На первых двух этапах главным источником энергии было ультрафиолетовое излучение Солнца. Первичная автотрофия, согласно подобным представлениям, преемственно связана с фотохимическими реакциями абиогенного фотосинтеза, она развивалась на их основе.

Известный исследователь фотосинтеза Д. Арнон предложил даже более широкое по сравнению с общепринятым определение фотосинтеза: «Фотосинтез может быть определен как синтез клеточных веществ за счет химической энергии, полученной при фотохимических реакциях. Это определение включает возможность ассимиляции  $\text{CO}_2$ , но не ограничивается ею»<sup>25</sup>. Такое определение фотосинтеза охватывает и примитивный фотосинтез с использованием ультрафиолетовых фотонов.

<sup>25</sup> Арнон Д. Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. — Труды V Междунар. биохим. конгресса. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 235.



Жизнь с самого начала развивалась, видимо, как круговорот веществ, основанный на взаимодействии фототавтотрофии и гетеротрофии. Космическая энергия солнечного излучения всегда была основным энергетическим источником жизни. Следовательно, возникновение жизни представляет собой становление механизмов кругового процесса использования фотонов света. «Из большого абиотического круговорота веществ на земном шаре вырывается ряд элементов, которые постоянно увлекаемые в новый, малый по сравнению с большим, биологический круговорот надолго, если не навсегда, вырываются из траектории большого круговорота и вращаются непрерывно расширяющейся спиралью в одном направлении в малом, биологическом. На безжизненном фоне геологических процессов возникает и развивается жизнь»<sup>26</sup>.

### Предбиологические системы — коацерваты

Существенный этап в развитии жизни — формирование отдельных организмов, различающихся особенностями обменных процессов. Предложено несколько гипотез, позволяющих понять закономерность этого этапа. Наиболее разработана гипотеза А. И. Опарина о коацерватной стадии в развитии жизни.

Органические вещества, накапливающиеся в толще водоемов, распределялись в ней, видимо, неравномерно, образуя отдельные сгущения, своеобразные молекулярные рои. Наряду с этими сгущениями должны были возникать комплексы коллоидных частиц — коацерваты (coacervatus по-латыни — накопленный, собранный). Коацерваты образуются в растворе гидрофильных коллоидов как органического, так и неорганического происхождения (рис. 2). Они могут, например, возникать из комплексных солей кобальта, кремнекислого натрия и нашатырного спирта, в растворе ацетилцеллюлозы, в хлороформе или бензоле, при смешивании растворов различных белков. Такой раствор, как правило, разделяется на два слоя — слой, богатый коллоидными частицами, и жидкость, почти свободную от коллоидов. В некоторых случаях коацерват образуется в виде отдельных капель, видимых под мик-

<sup>26</sup> Вильямс В. Р. Почвоведение. Собр. соч., т. 6. М.: Сельхозгиз, 1949—1952, с. 71.



роскопом. Основное условие образования коацерватов — одновременное присутствие в растворе двух или нескольких разноименно заряженных высокомолекулярных веществ. В водах первичного океана это условие было соблюдено. Значит, коацерваты должны были образовываться.

Для коацервации характерны следующие замечательные особенности:

во-первых, коацерваты представляют собой системы частиц, отграниченные от окружающей среды;

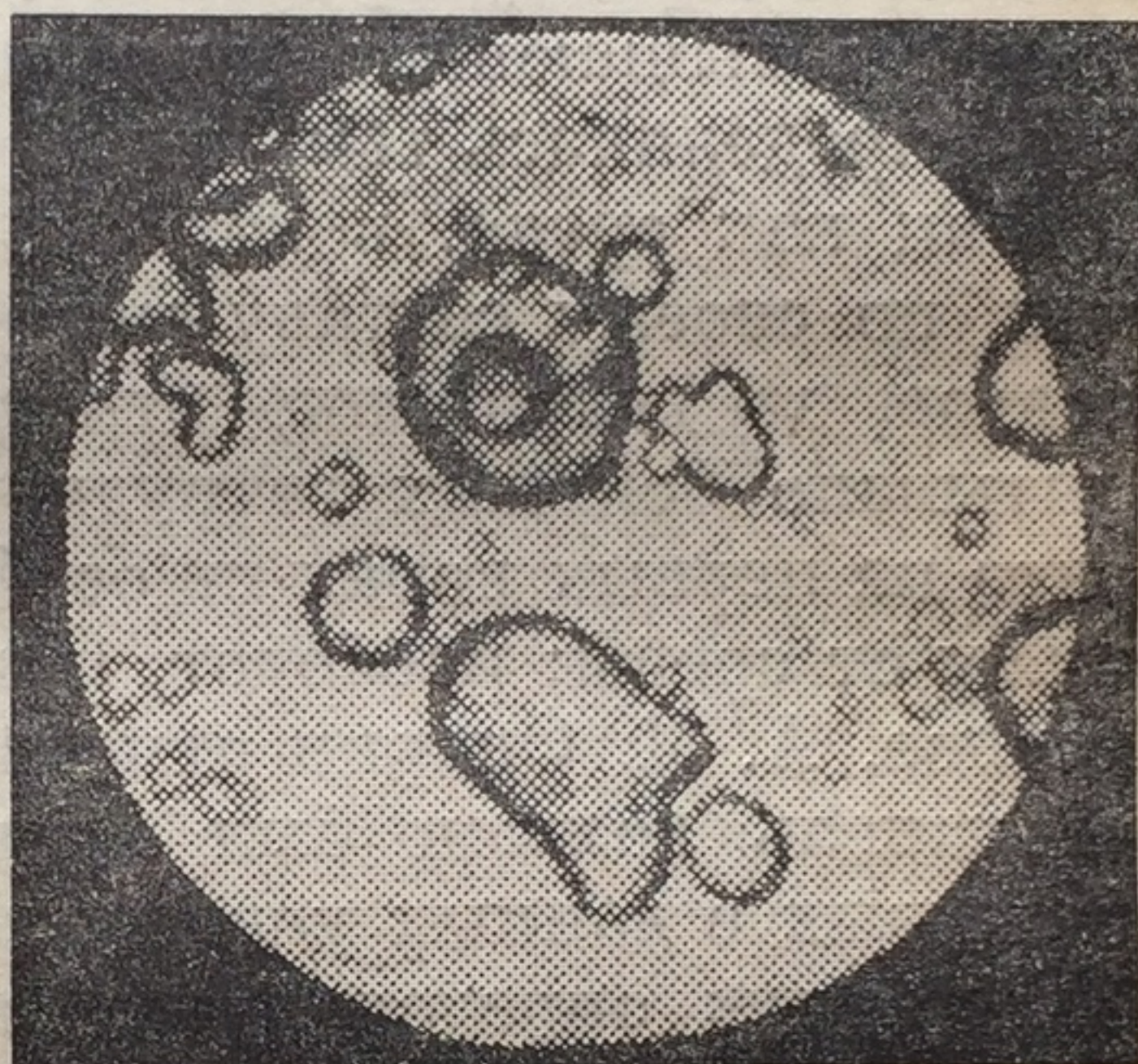


Рис. 2. Трехкомпонентный коацерват из желатины, гуммиарабика и рибонуклеиновой кислоты. Увеличено в 320 раз

во-вторых, концентрация высокомолекулярных соединений в коацерватных частицах достигает больших степеней. Так, при коацервации в 1%-ном растворе желатина свыше 90% этого вещества входит в состав коацервата. При более низких концентрациях различие между коацерватом и равновесной жидкостью оказывается еще более значительным;

в-третьих, состояние коацервата определяется не только особенностями веществ, входящих в его состав, но и внешними условиями. Водородные ионы, одно- и двухвалентные катионы, температура, влияя на взаимную растворимость веществ, слагающих коацерват, определяют степень его устойчивости;

в-четвертых, в результате образования поверхностной пленки на границе раздела коацервата и равновесной жидкости коацерват адсорбирует из раствора различные органические и неорганические вещества. Адсорбция наблюдается в равновесной жидкости даже при концент-



рации веществ, равной 0,001%. Замечательно, что эта адсорбция имеет избирательный характер, т. е. одни вещества извлекаются из окружающей жидкости, а другие нет.

В водах первичного океана в растворе находилось большое количество органических соединений, способных давать комплексные коацерваты.

Поскольку процесс коацервации происходил не в чистой воде, а в растворе различных неорганических и органических веществ, коацерваты адсорбировали эти вещества. В результате внутреннее строение коацервата изменялось, что вело или к его распаду, или к накоплению веществ, т. е. к росту и, наконец, к изменению химического состава, повышающего устойчивость коацервата. Судьба капли определялась тем, какой из этих процессов преобладал. Так как среда, в которой находились коацерватные капли, по своему составу мало отличалась от самих коацерватов, то сохранение относительной устойчивости не испытывало больших затруднений. Сохранялось и росло то, что на первых порах не особенно отличалось по своему составу от среды; наоборот, разрушалось все резко от нее отличное. А. И. Опарин отмечает, что в массе коацерватных капель должен был идти отбор капель, наиболее устойчивых в данных условиях.

Достигнув определенных размеров, материнская коацерватная капля могла распасться на дочерние. Те из дочерних капель, структура которых мало отличалась от материнской, продолжали свой рост; резко отличающиеся коацерваты распадались. Если сходство со средой обеспечивало на первых порах возможность существования коацерватной капли, то относительная преемственность в организации «материнской» и «дочерней» капель позволяла сохранять структуру материнской капли и после ее распада на дочерние. Естественно, только те коацерватные капли продолжали существовать, которые, вступая в какие-то элементарные формы обмена со средой, сохраняли относительное постоянство своего строения.

Миллионы лет шел процесс естественного отбора коацерватных капель. Бесчисленное их количество разрушалось, растворившись в водах первичного океана. Ничтожная часть сохранялась. И, однако, сохранение каждой капли означало прогресс в совершенствовании ее организации. Способность к избирательной адсорбции, свойственная самым простейшим коацерватам, постепенно преоб-



разовалась в специфику обмена веществ. Капли приобрели способность адсорбировать не всякие вещества, а лишь такие, которые обеспечивали их устойчивость. Параллельно увеличивалось различие между структурой капли и окружающей средой.

В процессе длительного естественного отбора сохранялись лишь те капли, которые при распаде на дочерние не теряли особенности своей структуры, т. е. приобретали свойство самовоспроизведения.

С возникновением самовоспроизведения окончилась предыстория развития жизни. Коацерватная капля превратилась в простейший живой организм. На этой стадии были соблюдены пять условий прогрессивной эволюции:

1. Имелась масса относительно простых органических веществ — молекул сахаров, аминокислот, азотистых оснований, жирных кислот, а также минеральных соединений.

2. Эти компоненты взаимодействовали, образуя более сложные комплексы, в частности коацерваты.

3. Под воздействием свободной энергии в виде ультрафиолетового излучения Солнца шел синтез более сложных соединений из относительно простых, а также, видимо, ускорялись синтетические процессы у протоорганизмов.

4. Неоднородность среды формирования обеспечивала в одних условиях деструкцию возникающих комплексов, в других — оптимальный режим для протекания реакций синтеза. Взаимодействие процессов синтеза и деструкции привело к круговороту органического вещества — зародышу будущего биотического круговорота.

5. Способность к самовоспроизведению открыла широчайшие возможности прогрессивной эволюции.

И на этом этапе эволюции материи развивающееся новое, более сложное могло существовать лишь вместе со своим относительно простым предшественником, используя его энергию и вещество. При этом рассеянная информация, содержащаяся в химических элементах, равно как и во всем окружении, интегрировалась в форме новой организации. Способность к самовоспроизведению возникла путем элементарных форм отбора.

Известный американский математик Джон фон Нейман попытался решить проблему самовоспроизведения автоматов. Полученные им результаты представляют исключительный интерес. Оказалось, что способность к самовоспроизведению является функцией сложности организа-



ции: «...«сложность» на своем низшем уровне является, по-видимому, вырождающейся, т. е. ...каждый автомат, который может воспроизводить другие автоматы, на этом уровне будет производить только менее сложные автоматы. Существует, однако, некоторый минимальный уровень, начиная с которого эта склонность к вырождению перестает быть всеобщей. Преодоление этого уровня делает возможным создание автоматов, которые воспроизводят себя или даже строят еще более сложные вещи. Тот факт, что сложность, точно так же, как и структура организмов, ниже некоторого минимального уровня является вырождающейся, а выше этого уровня может стать самоподдерживающейся и даже расти, несомненно, играет важную роль во всякой будущей теории рассматриваемого нами предмета»<sup>27</sup>.

Теория автоматов, таким образом, показывает принципиальную возможность возникновения самовоспроизведения на основе прогрессирующего усложнения организации. Естественный, хотя и весьма длительный путь к этому — концентрация в малом объеме свойств (информации), рассеянных в Космосе.

Основатель кибернетики Норберт Винер говорит еще об одной весьма важной особенности, характеризующей процесс концентрации информации: «...способность системы поглощать информацию растет сначала довольно медленно. И лишь после того, как вложенная информация перейдет за некоторую точку, способность машины поглощать дальнейшую информацию начнет догонять внутреннюю информацию ее структуры. Но при некоторой степени сложности приобретенная информация может не только сравняться с той, которая была вложена в машину, но далеко превзойти ее..., действительно существенные и активные явления жизни и обучения начинаются лишь после того, как организм достиг некоторой ступени сложности»<sup>28</sup>. Иначе говоря, способность к интеграции информации пропорциональна степени сложности системы и, следовательно, в плане космического развития неизбежно выступает как самоускоряющийся процесс. Самовоспроизведение живых существ, таким образом, является функцией их специфическим образом организованной сложности.

<sup>27</sup> Нейман Д. Общая и логическая теория автоматов. М.: Физматгиз, 1960, с. 101.

<sup>28</sup> Винер Н. Кибернетика, М.: Советское радио, 1958, с. 210—211.



РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ  
ОТ АРХЕЯ ДО НАШИХ ДНЕЙ

Жизнь создает в окружающей ее среде условия, благоприятные для своего существования.

В. И. Вернадский

## Первые шаги жизни

В Южной Африке, в центральном районе Трансваале, в черных сланцах формации Фиг-Три найдены остатки, по-видимому, принадлежащие уже оформившимся живым организмам. Их возраст 3,1 млрд. лет. Тщательное микроскопическое исследование позволило обнаружить бактериоподобные образования размером  $0,65 \times 0,24$  мкм, названные американским ученым Е. С. Баргхоорном *Eobacterium isolatum*. В более поздних отложениях (2,7 млрд. лет) в Южной Родезии найдены водорослевые известняки. Их биогенное происхождение сомнений не вызывает. В еще более поздних отложениях (1,9 млрд. лет) в районе озера Онтарио в слоях черного сланца найдены хорошо сохранившиеся остатки многих типов ископаемых растений: от разнообразных одноклеточных до разветвленных и неразветвленных нитчатых форм. Некоторые из них напоминали современные синезеленые водоросли из рода *Chroococcus*; встречались организмы, близкие по строению к панцирным жгутиконосцам — динофлагеллятам. Там же обнаружен своеобразный звездчатый организм, названный «утренняя звезда» (*Eoastrion*). Он состоит из центрального тела, от которого радиально расходятся многочисленные тонкие лучи. В большом количестве в сланце найдены бактериоподобные образования.



Таким образом, около 2 млрд. лет назад наряду с безъядерными организмами — прокариотами (бактерии, сине-зеленые водоросли), уже встречались клетки с оформленным ядром — эукариоты, к числу которых принадлежат, в частности, динофлагелляты.

Еще более близким к нам временем (900 млн. — 1 млрд. лет назад) датируются ископаемые остатки, обнаруженные в Южной Австралии, в районе холмов Эдиакары. Сотрудники Аделаидского университета после тщательного изучения образцов окаменелостей нашли отпечатки 13 видов медузообразных кишечнополостных животных, четырех видов организмов, близких к восьмилучевым кораллам, несколько видов червей и животных, непохожих на формы организмов из более поздних отложений.

Иначе говоря, примерно 1 млрд. лет назад жизнь на нашей планете была уже достаточно разнообразной. Остатки одноклеточных, а также многоклеточных животных и растений свидетельствуют о том, что в то далекое время уже существовал биотический круговорот. В результате активного фотосинтеза хлорофиллсодержащих организмов образовались большие массы кислорода, превращающегося в верхних слоях атмосферы в озон. Слой озона закрыл доступ к поверхности Земли коротковолновому ультрафиолетовому облучению. Таким образом, возникли предпосылки к выходу организмов из воды на сушу. Это событие произошло примерно 400 млн. лет назад.

### **Жизнь набирает силу**

С появлением живых существ эволюция поверхности Земли приобрела черты волнующего драматизма. На основе химических процессов синтеза и деструкции возникли качественно новые явления: жизнь и смерть. Круговорот органического вещества, основанный на возникновении и распаде химических соединений углерода, уступил место биотическому круговороту, основанному на рождении и гибели особей, развитии новых видов и вымирании старых. В полной мере вступил в свои права мощнейший фактор органической эволюции — естественный отбор. Достаточно двух примеров, чтобы оценить значение этого фактора. Численность особей вида — величина относительно постоянная для какого-то не слишком длительного отрезка времени: сохраняется столько же особей, сколько и



гибнет. Если учесть, что очень многие организмы производят десятки, сотни, тысячи и миллионы семян или икринок, становится ощутимым масштаб гибели; сохраняется пара — гибнут десятки, сотни, тысячи, миллионы!

Другой пример: согласно расчетам американского палеонтолога Д. Симпсона, конечно, очень приблизительным, за всю историю Земли существовало примерно 500 млн. видов организмов. Сейчас на нашей планете насчитывается около 2 млн. Совершенство современного органического мира достигнуто ценою вымирания сотен миллионов видов. В ходе органической эволюции с лица Земли стерты не только отдельные виды, но и более крупные систематические единицы: роды, семейства, отряды и даже целые классы живых существ.

История развития жизни на Земле подразделяется на 5 эр и несколько периодов или систем, охватывающих огромный промежуток времени в 4 млрд. лет. Продолжительность всех подразделений, по И. Н. Крылову <sup>1</sup>, представлена в табл. 2.

Как уже говорилось, первые остатки жизни обнаружены в слоях Земли, образовавшихся около 3 млрд. лет назад, т. е. в начале архейской эры. К архейским ископаемым принадлежат остатки нитей водорослей и бактериоподобных организмов, найденные в районе озера Онтарио. Бурное развитие жизни началось в протерозое (рис. 3). Вначале еще господствовали одноклеточные водоросли и бактерии, но примерно 1900 млн. лет назад начали встречаться первые многоклеточные водоросли. Иначе говоря, около 1900 млн. лет назад биотический круговорот, осуществляемый до тех пор одноклеточными, осложнился в результате появления первых многоклеточных. Затем появились зеленые и красные водоросли и первые многоклеточные животные: медузы, губки, черви и особая, впоследствии полностью вымершая группа животных — археоциаты (рис. 4).

Возникновение многоклеточности — весьма важный этап в развитии органического мира. Начиная с теоретических работ известного немецкого ученого пропагандиста дарвинизма Эрнста Геккеля (1872), было создано много различных гипотез, авторы которых пытались наметить вероятные пути становления этой новой формы орга-

<sup>1</sup> Крылов И. Н. На заре жизни. М.: Наука, 1972, с. 8.



Таблица 2

Периоды развития жизни на Земле

Эпоха	Эра	Период	Абсолютный возраст, млн. лет
Фанерозой	Кайнозой	Четвертичный	0
		1	
		Третичный	65—67
	Мезозой	Меловой	136—137
		Юрский	190—195
		Триасовый	225—230
	Палеозой	Пермский	225—230
		Каменноугольный	280—285
		Девонский	345—350
		Силурийский	395—410
		Ордовикский	435—440
		Кембрийский	500—570
Криптозой (докембрий)	Протерозой	Верхний протерозой (рифей)	1600
		Нижний протерозой	2600
	Архей		>4000

низации живого. Разбор важнейших гипотез происхождения многоклеточности, а также анализ современного состояния проблемы можно найти в чрезвычайно интересной книге А. В. Иванова<sup>2</sup> и в статье С. С. Шульмана<sup>3</sup>. Подавляющее большинство авторов колониальность считают необходимым этапом на пути к многоклеточности. Колониальность легко возникает как результат не вполне законченного бесполого размножения: клетки разделились, но не разошлись. Эти колонии сравнительно часто образуются у бесцветных и зеленых жгутиконосцев, у инфузорий, солнечников, зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей.

<sup>2</sup> Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука, 1968.

<sup>3</sup> Шульман С. С. Проблема происхождения Metazoa.— В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1973.





Рис. 3. Пункты нахождения ископаемых остатков докембрия (обозначены точками). Уже в докембрии жизнь распространилась по всей планете (по М. Кальвину)



Первоначально клетки, входящие в состав колонии, были тождественными. Затем на основе разделения труда началась дифференциация на клетки, преимущественно воспринимающие пищу, клетки, обеспечивающие подвижность, клетки воспроизводительные.

Попытки перехода к многоклеточности обнаруживаются в разных неродственных группах животных. Способ ее образования в разных группах различен. Иначе говоря, переход к этой новой форме организации живого вовсе не представляет собой результат какой-то счастливой случайности. Он — итог многочисленных и многообразных проб и ошибок.

В результате возник широкий диапазон форм: простейшие одноклеточные, простейшие многоклеточные, такие, скажем, как некоторые споровики, имеющие многоклеточные споры, колониальные организмы, типичные многоклеточные, или Metazoa.

В качестве наиболее вероятных предков Metazoa А. В. Иванов вслед за И. И. Мечниковым принимает бесцветных жгутиконосцев. Переходная форма напоминала изредка встречающиеся ныне колониальные организмы сферотеку и протероспонгию (рис. 5).

Проблема возникновения многоклеточности интересна в ряде отношений. Во-первых, в ней очень отчетливо проявляется тенденция, обнаруживаемая на самых ранних стадиях эволюции материи: множественность проб и сравнительно небольшой процент удач. В результате новый уровень интеграции прибавился к прежнему, не заменив его, а лишь усложнив всю систему жизни. Во-вторых, возник новый уровень конкурентных отношений теперь уже между многоклеточными, что стало вводить беспорядочное варьирование в рамки приспособительного формообразования. В-третьих, появление более высокоорганизованных и крупных форм создало для относительно низко организованных одноклеточных своеобразный барьер непроходимости, препятствующий новым попыткам одноклеточных с успехом вступить на путь, по которому несколько ранее пошли их собратья. Как возникновение первых живых существ помешало новым попыткам самозарождения жизни (Дарвин), так появление многоклеточных стало препятствием на пути дальнейшей эволюции одноклеточных в том же направлении. По И. И. Шмальгаузену, «организмы, занимающие низшие звенья в це-

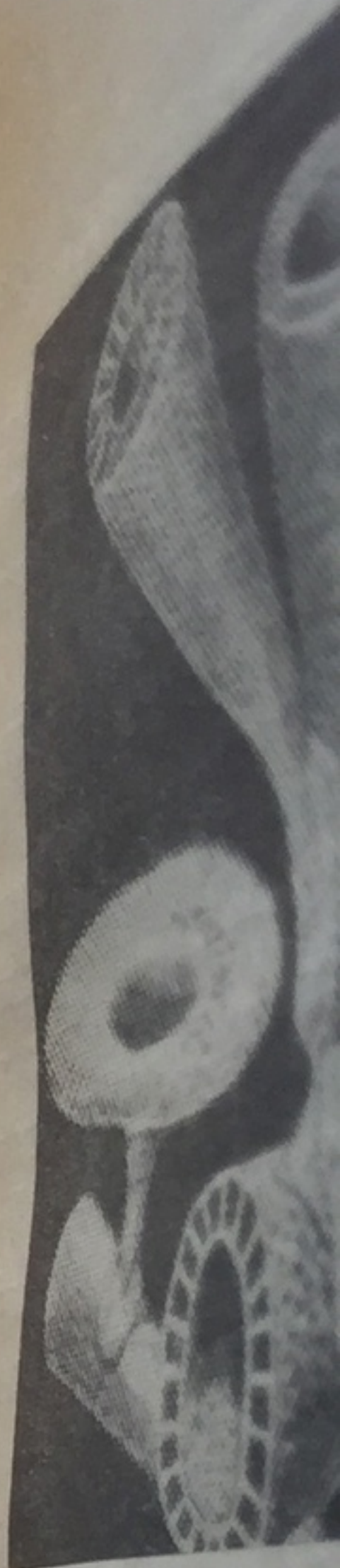


Рис. 4. Археопитаты — первые  
рифос



Рис. 5. Прimitивное



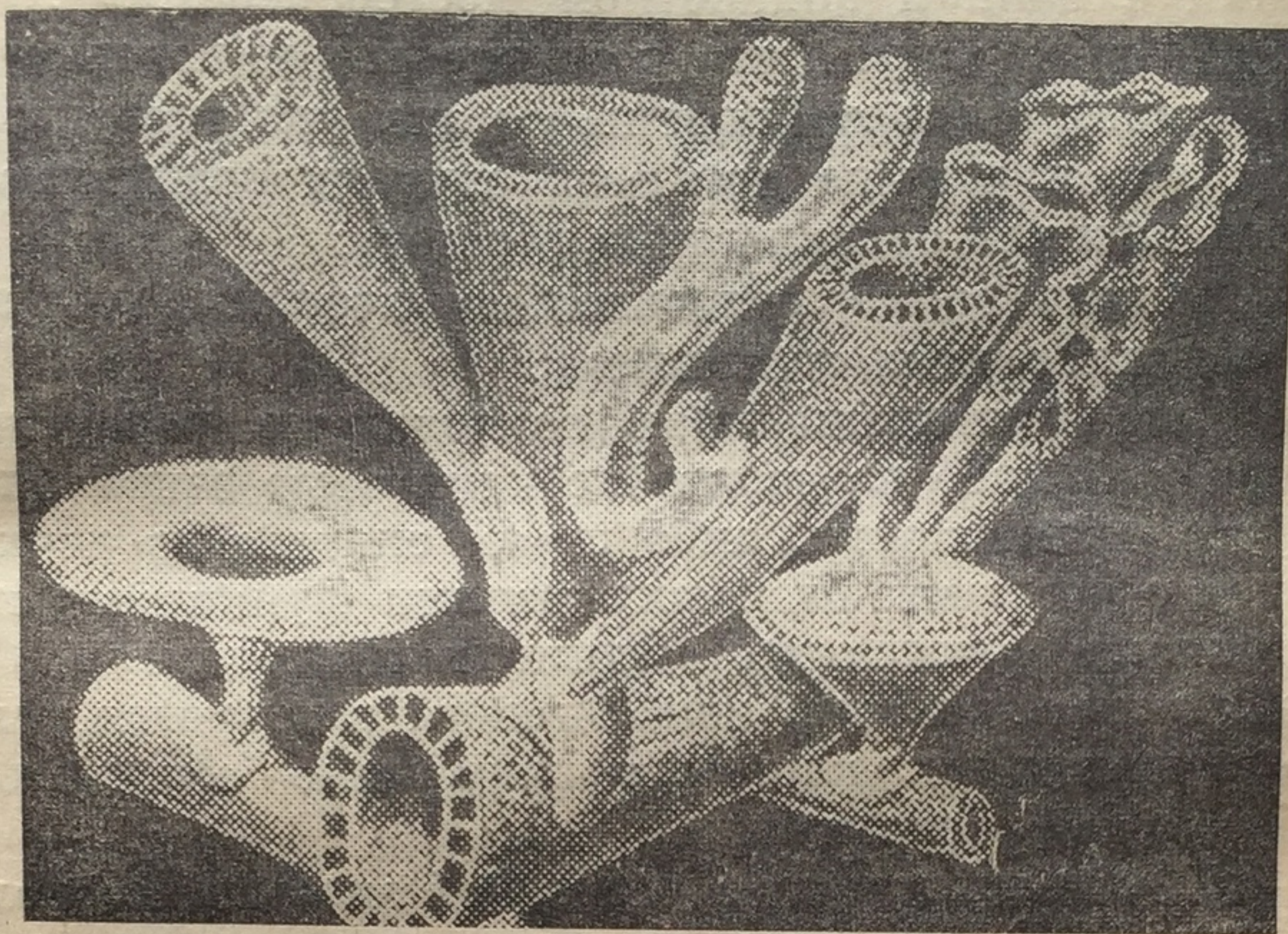


Рис. 4. Археоциаты — первые животные-строители морских известковых рифов

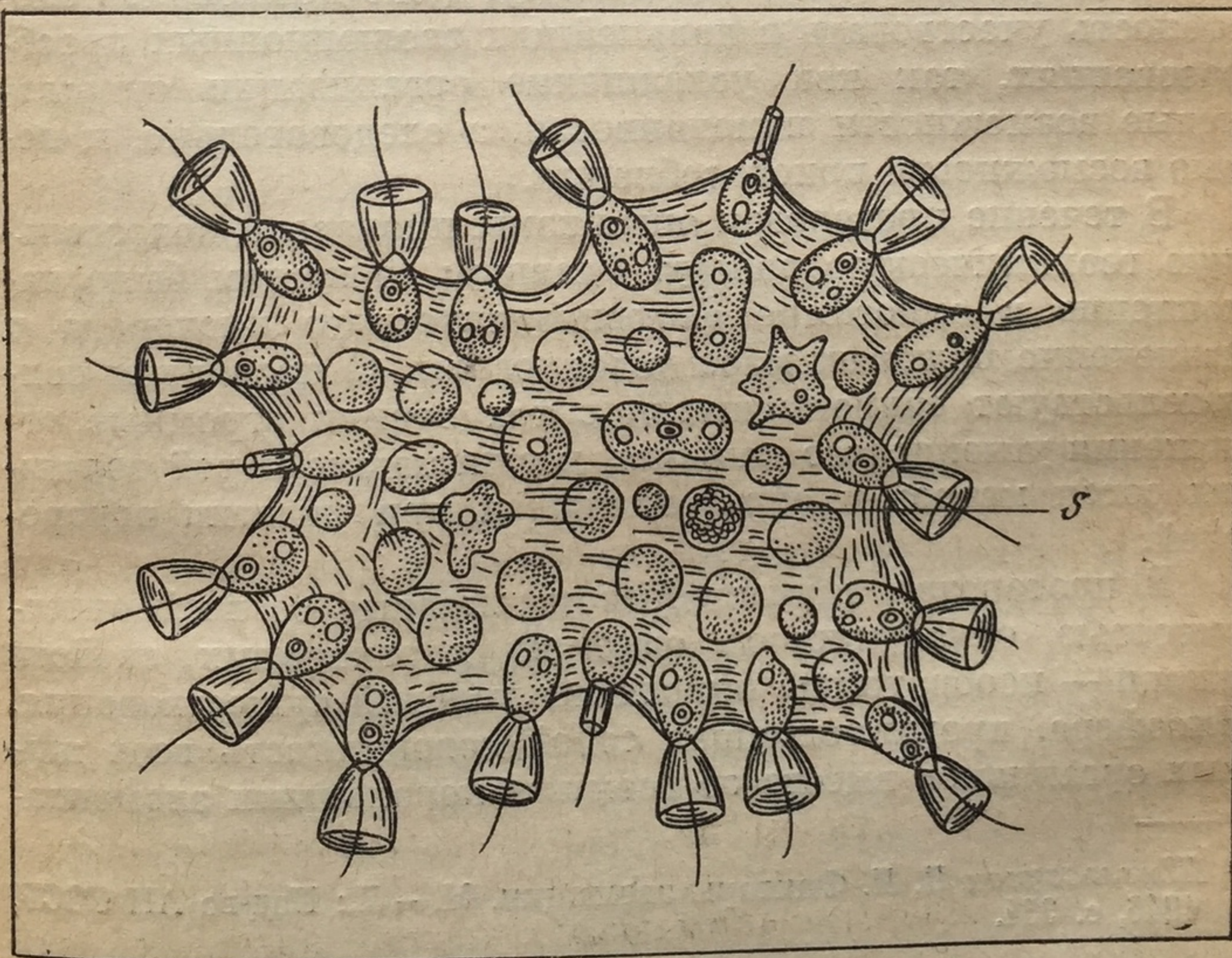


Рис. 5. Прimitивное многоклеточное — протероспонгия



пях питания, обычно не имеют перспектив дивергентной эволюции в данном конкретном местообитании»<sup>4</sup>.

Важно подчеркнуть, что в случае возникновения многоклеточности были соблюдены те же условия, которые соблюдались и раньше при всех случаях возникновения более сложного из относительно простого:

1) имелась масса относительно простых компонентов — одноклеточных организмов;

2) была принципиальная возможность образования новых связей либо на основе не полностью законченного бесполого размножения, либо путем синтеза из двух организмов с разными физиологическими функциями нового организма, сочетающего функции прародителей. Так, скажем, согласно теории симбиогенеза трактуется усложнение эукариотных клеток в результате сожительства [(симбиоза) прокариотных;

3) не было недостатка в свободной энергии, поскольку организмы либо питались готовым органическим веществом, либо фотосинтезировали;

4) относительная независимость в развитии и необходимая устойчивость многоклеточных обеспечивались переходом на новый организационный уровень;

5) сохранилась и, по-видимому, даже повысилась способность участвовать в дальнейших эволюционных преобразованиях, так как усложнение организации открыло новые возможности изменчивости, а следовательно, и новые возможности приспособления.

В течение протерозоя организмы произвели колоссальную геохимическую работу. Главным ее итогом было накопление в атмосфере фотосинтетического кислорода и извлечение больших масс углекислоты. О последнем свидетельствуют сохранившиеся с тех времен огромные отложения углекислого кальция, достигающие порой толщины сотен метров и образовавшиеся при участии водорослей.

В протерозое, таким образом, впервые со всей отчетливостью обнаружилось одно из характерных свойств жизни — необратимые изменения условий существования. Биосфера, представляющая собой совокупность всех живых организмов вместе со всеми минеральными элементами

<sup>4</sup> Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 354.



ми, вовлеченными в сферу жизни, охватила всю планету, и ее эволюция обусловила характер и направление эволюции отдельных видов. Достаточно привести один пример. Свободный кислород — сильнейший яд для не приспособленных к нему организмов. Его накопление в атмосфере в результате фотосинтеза, начавшегося, по-видимому, около 2,7 млрд. лет назад, произвело колоссальную перемену. Многие виды живых существ не перенесли этого революционного поворота в ходе развития биосферы. Но некоторые виды извлекли из нового фактора пользу. От них ведут начало все современные аэробные организмы.

Проследим дальнейший ход развития жизни. Палеозойская эра, т. е. эра древней жизни, начинается с кембрия, получившего название по месту первой находки древних остатков жизни. Суша в это время представляла собой еще пустыню. Лишь кое-где на прибрежных камнях появились пленки водорослей да подушки растений, близкие к мхам. В море обильно развились синезеленые и красные водоросли, а также представители почти всех типов животных (рис. 6). Господствующее положение занимали первые членистоногие — трилобиты. Среди них были и ползающие по дну, и плавающие, почти все имели глаза. Наряду с мелкими формами встречались виды, достигавшие полуметра. Известно более тысячи видов ископаемых трилобитов. Это была поистине процветающая группа! Из иглокожих развились морские звезды и голотурии. Появились моллюски, двустворчатые плеченогие. Продолжали развиваться черви и кишечнополостные — медузы, гидроидные полипы. Археоциаты с внутренним известковым скелетом образовали барьерные и береговые рифы.

Начало кембрия ознаменовалось возникновением способности образовывать раковины, известковые панцири и скелеты у самых разных, не связанных между собой групп животных. Известный голландский геолог М. Руттен (1973) объясняет это временным снижением содержания в атмосфере двуокиси углерода, облегчившим биохимическое образование фосфатов и карбонатов. Другое объяснение — повышение содержания кислорода, способствующее синтезу коллагена — главного элемента ткани, составляющей основу раковин и скелетов. Так как повышение содержания кислорода в результате фотосинтеза связано со снижением содержания  $\text{CO}_2$ , обе причины мог-





Рис. 6. Жизнь на дне кембрийского моря. На переднем плане — трилобиты нескольких родов, черви, морские звезды; сзади — водоросли, губки, плавающие ракообразные, медузы



ли действовать совместно. Бурный «взрыв формообразования» в начале кембрия, о котором говорится во всех учебниках, в действительности, как справедливо пишет Руттен, представляет собой лишь «взрыв сохранившихся остатков».

Дальнейшее развитие жизни продолжалось в ордовике, получившем название от кельтского племени, обитавшего некогда в районе нахождения ископаемых остатков. К морским лилиям, звездам и голотуриям из иглокожих добавились морские ежи. Возросла численность плеченогих. Интересно, что один из представителей этой группы — лингула (*Lingula*) — дожил до наших дней. Лингулы и сейчас встречаются в Тихом океане (рис. 7). Появились головоногие моллюски, мшанки. Важ-

нейшее событие ордовика — возникновение панцирных рыб — первых представителей позвоночных животных.

Главное событие силура, также названного по имени кельтского племени, — массовое завоевание суши растениями. Таковыми оказались псилофиты — своеобразные споровые растения, несколько напоминающие плауны. Ветвящиеся стебли псилофитов были покрыты щетинистыми листьями или оставались голыми (рис. 8).

Вряд ли первые наземные растения сразу вышли на бесплодную, лишенную почвы поверхность суши. Вероятнее всего, дело обстоит иначе. Известно, что в середине и в конце силура имели место две фазы каледонского тектонического цикла, связанного с регрессией моря, т. е. с обнажением больших площадей мелководных морей. Органические остатки морских организмов, измененные деятельностью микроорганизмов, по-видимому, и были той первичной средой, на которой могли появиться сначала земноводные, а затем уже и сухопутные формы растений.

Выход растений на сушу представлял собой настоящую революцию в развитии биосферы: открылись новые возможности развития.

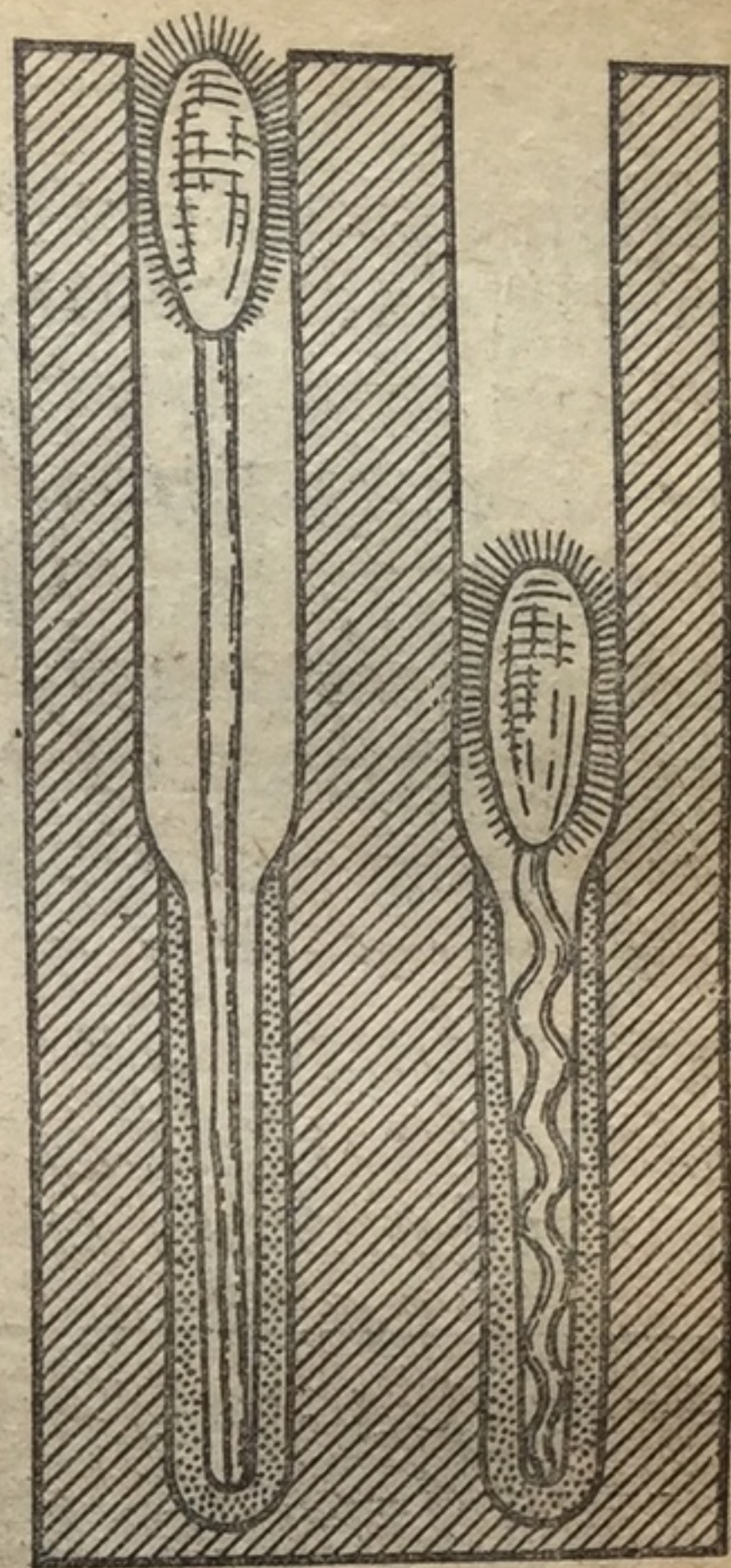


Рис. 7. Лингула — современный потомок плеченогих ордовика



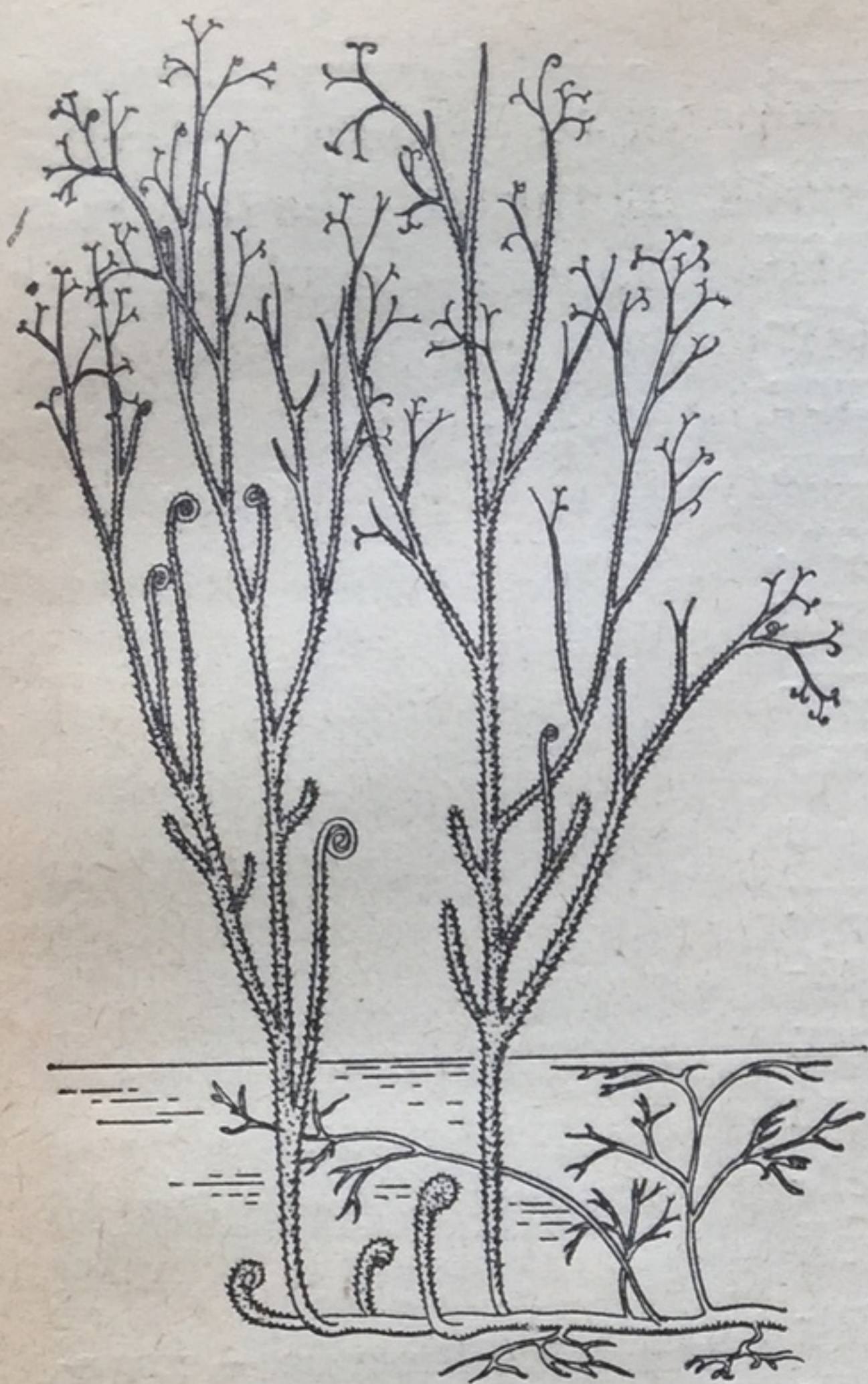


Рис. 8. Так выглядели одни из первых наземных растений — псилофиты

не отвергает способности биоты использовать благоприятные обстоятельства, создавшиеся в итоге деятельности абиогенных факторов. Повышение содержания углекислоты в периоды усиления вулканизма, конечно, сразу отражается на фотосинтезе. Точно так же регрессия моря, в результате которой обнажается дно мелководных морей, представляет собой весьма благоприятные условия для формирования в течение миллионов лет наземной растительности. Более того, существенное изменение условий жизни, приводя к гибели многие формы, обеспечивает внеконкурентное развитие других, что благоприятствует формообразованию.

Однако главные изменения в биосфере обязаны своим происхождением особенностям развития органического мира. Преобразование атмосферы из восстановительной в окислительную в результате фотосинтеза открыло возможность развития аэробных организмов, способствовало возникновению многоклеточности, обеспечило выход жизни на сушу, было причиной появления минералов в окислен-

Некоторые исследователи связывают коренные перемены в развитии жизни с крупными геологическими событиями, с периодами усиленного горообразования, вулканизма, регрессией и трансгрессией моря, с движением материков, даже со вспышками сверхновых звезд. Эволюционисты дарвинского направления не считают подобную точку зрения правильной. Крупные преобразования органического мира, в частности вымирание отдельных групп, появление и прогрессивное развитие других, вызывают прежде всего процессы, происходящие в самой биоте. Они — неизбежный результат спиралевидного характера ее развития. Такая точка зрения, однако, вовсе

ной форме. Обращение к  
этой структуре поверхности ра-  
зума для лучшего развития ра-  
зума многогодовой дентона-  
ции. Вероятно, к населению морей  
влияли огромные ракокораллы  
чаше, вероятно, теснить вде-  
В остальном фауна силура мало  
довика (рис. 9).

В следующем, девонском пер-  
ки найдены в Девоншире, в Юж-  
лось развитие наземной расти-  
поротники, хвощи, семенные пап-  
випте получили рыбы (рис. 10)  
современных форм рыб. Развита  
сти и образование почвы созд-  
да на сушу животных. В иско-  
рода уже встречаются скорпи-  
Вслед за ними началось форм-  
ночных, использующих членис-  
И. П. Шмальгаузен в моногра-  
вожовых» (1964) пришел к вы-  
внем выхода рыб на сушу был





ной форме. Образование почвы коренным образом изменило структуру поверхностного слоя планеты, создав условия для мощного развития растительности. Залежи каменного угля, известняки, металлические руды — все это продукты многовековой деятельности организмов.

Вернемся к населению морей силура. В это время появились огромные ракоскорпионы, достигающие 3 м, начавшие, вероятно, теснить плеченогих и трилобитов. В остальном фауна силура мало отличалась от фауны ордовика (рис. 9).

В следующем, девонском периоде (ископаемые остатки найдены в Девоншире, в Южной Англии), продолжалось развитие наземной растительности. Появились папоротники, хвощи, семенные папоротники. Необычное развитие получили рыбы (рис. 10). Возникли предки всех современных форм рыб. Развитие наземной растительности и образование почвы создали предпосылки для выхода на сушу животных. В ископаемых остатках этого периода уже встречаются скорпионы, клещи, насекомые. Вслед за ними началось формирование наземных позвоночных, использующих членистоногих в качестве пищи. И. И. Шмальгаузен в монографии «Происхождение позвоночных» (1964) пришел к выводу, что главным условием выхода рыб на сушу были специфические условия

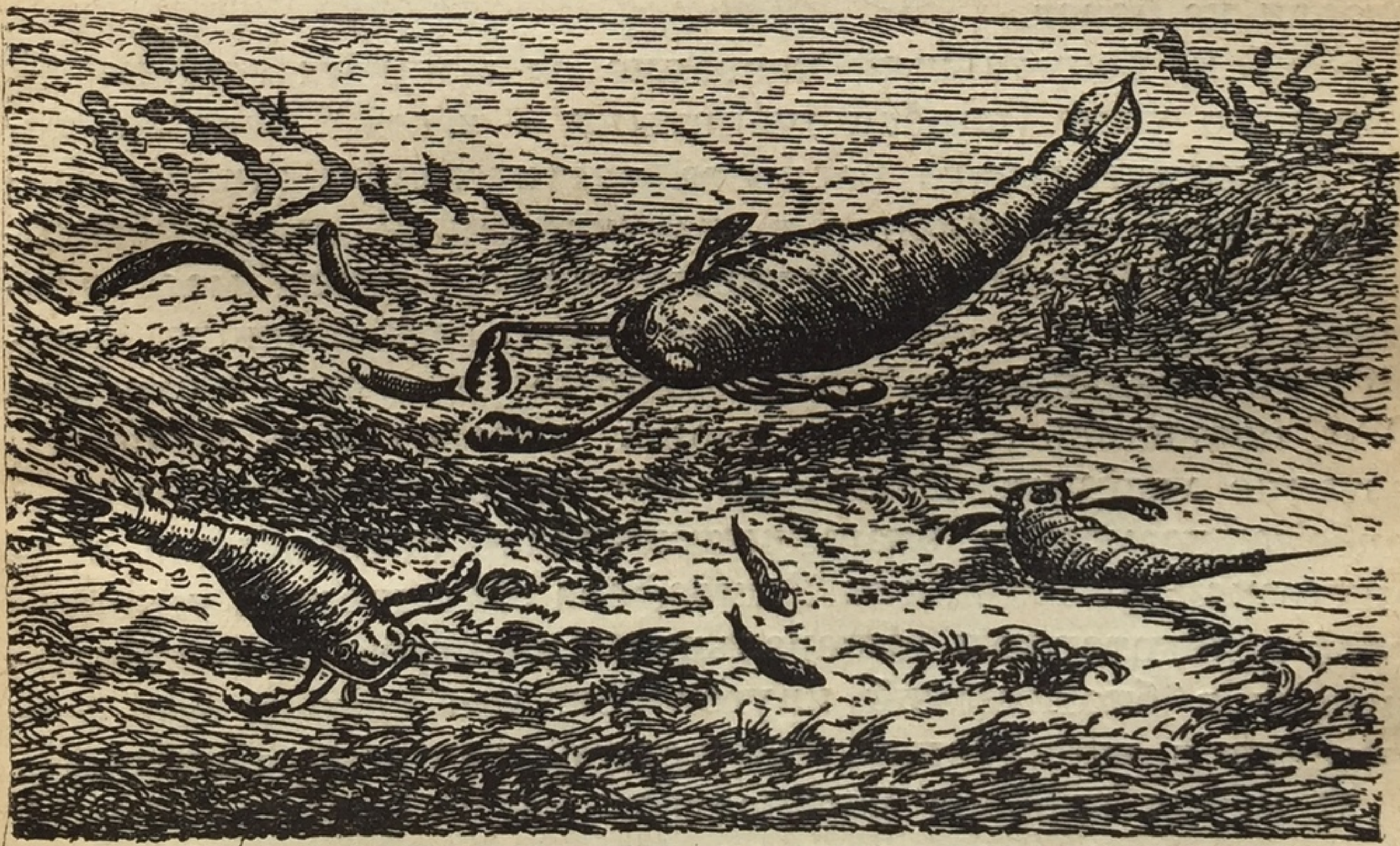


Рис. 9. Хищные трехметровые ракоскорпионы на дне силурийского моря



существования в прогреваемых пресноводных водоемах, характеризующихся недостатком кислорода. В этих условиях преимущество получили формы, способные дышать кислородом воздуха. Первичным органом воздушного дыхания были богатая кровеносными сосудами кожа и плавательный пузырь. У современных рыб плавательный пузырь выполняет функции гидростатического органа. В неглубоких пресноводных водоемах потребности в таком органе, вероятно, не было. При недостатке кислорода рыбы заглатывали воздух. Часть его задерживалась в ротовой и глоточной области, этому способствовали мешкообразные выступы в задней части глотки. Плавательный пузырь, как показывает история его развития у осетровых рыб, как раз и произошел из таких складок слизистой оболочки передней кишки.

Впоследствии на основе плавательного пузыря развились легкие. Приобретение способности к дыханию атмосферным воздухом, свойственной ныне живущим двоякодышащим рыбам, было главной предпосылкой выхода на сушу ракообразных предков наземных позвоночных. Строение скелета конечностей этих ныне вымерших рыб указывает на то, что животные могли их использовать при выползании на берег (рис. 11). Шмальгаузен приходит к выводу, что кистеперые рыбы не только могли выходить из воды в воздушную среду, но и фактически выползали на берег.

Карбон, получивший название от мощных отложений каменного угля (карбон по-латыни — уголь), был периодом исключительного расцвета растительной жизни. Чередующиеся наступления и отступления моря способствовали, с одной стороны, захоронению огромных масс растений, с другой — образованию болот, зарастающих богатой растительностью. Древовидные плауны достигали 30 м, появились огромные хвощи, папоротники, началось развитие хвойных. Пышному развитию растительности в карбоне, возможно, благоприятствовала активизация вулканической деятельности. Атмосфера обогащалась углекислотой и некоторыми минеральными элементами, включавшимися в биотический круговорот, что вело к его расширению и, естественно, к качественным преобразованиям.

В морях карбона развивалась масса фораминифер — одноклеточных животных, имеющих раковинку. Процветали плеченогие, разнообразные иглокожие, кораллы, мол-

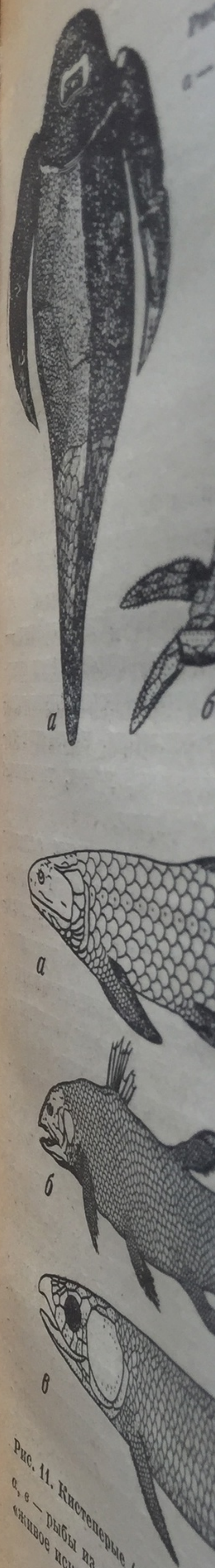


Рис. 11. Кистеперые (а, б) и двоякодышащие (в) рыбы из отложений позднекаменноугольного периода





Рис. 10. Девонские «панцирные рыбы»

а — вид со спины, б — вид в профиль

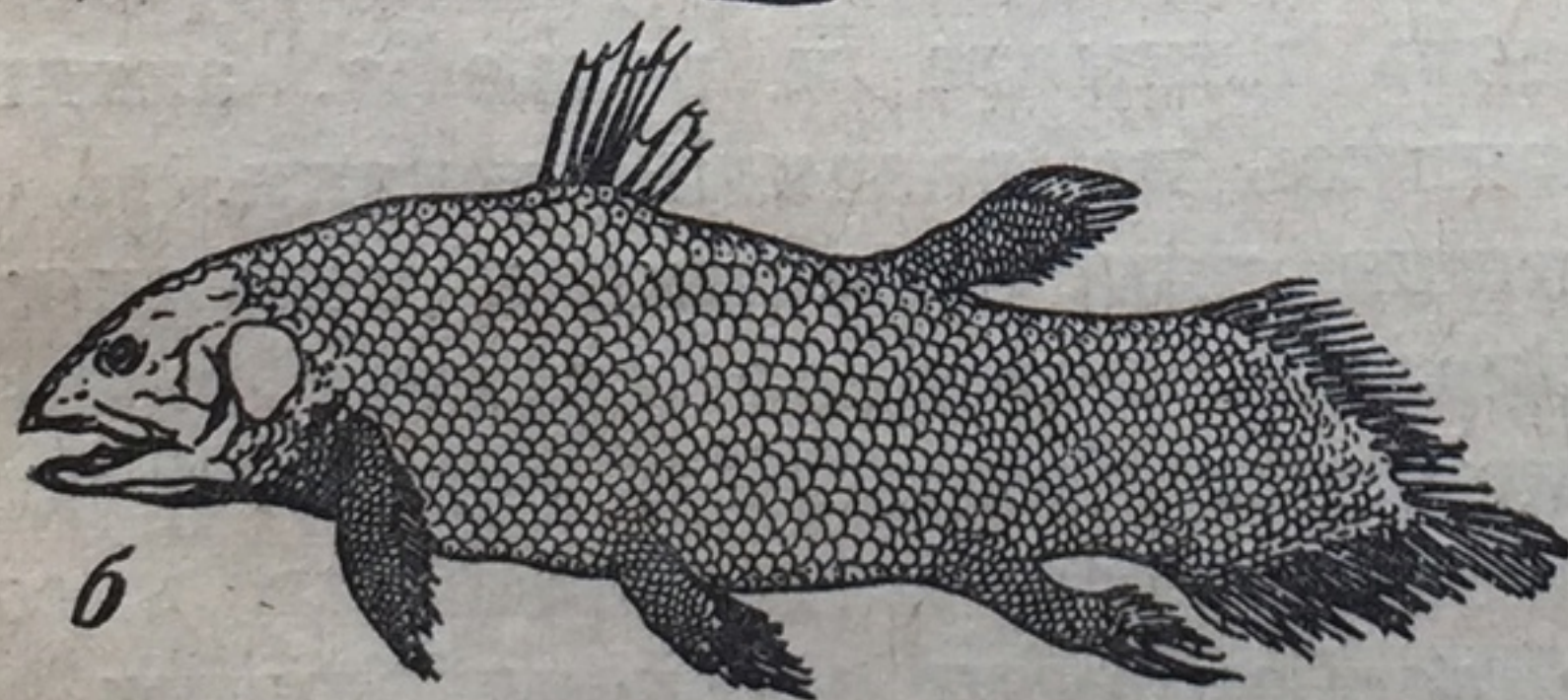
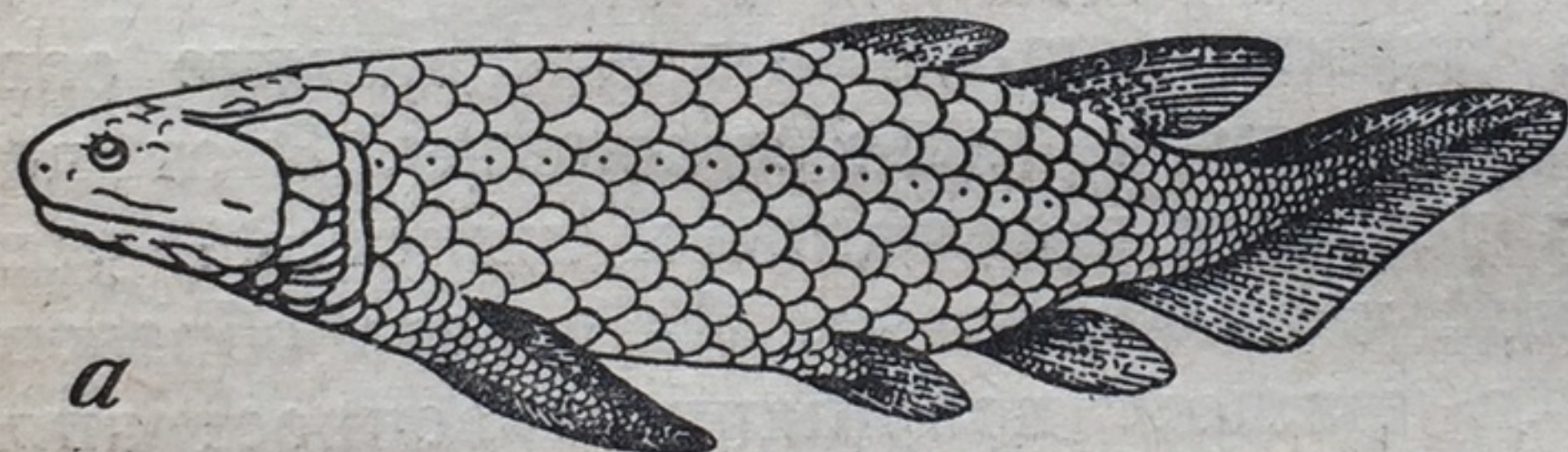
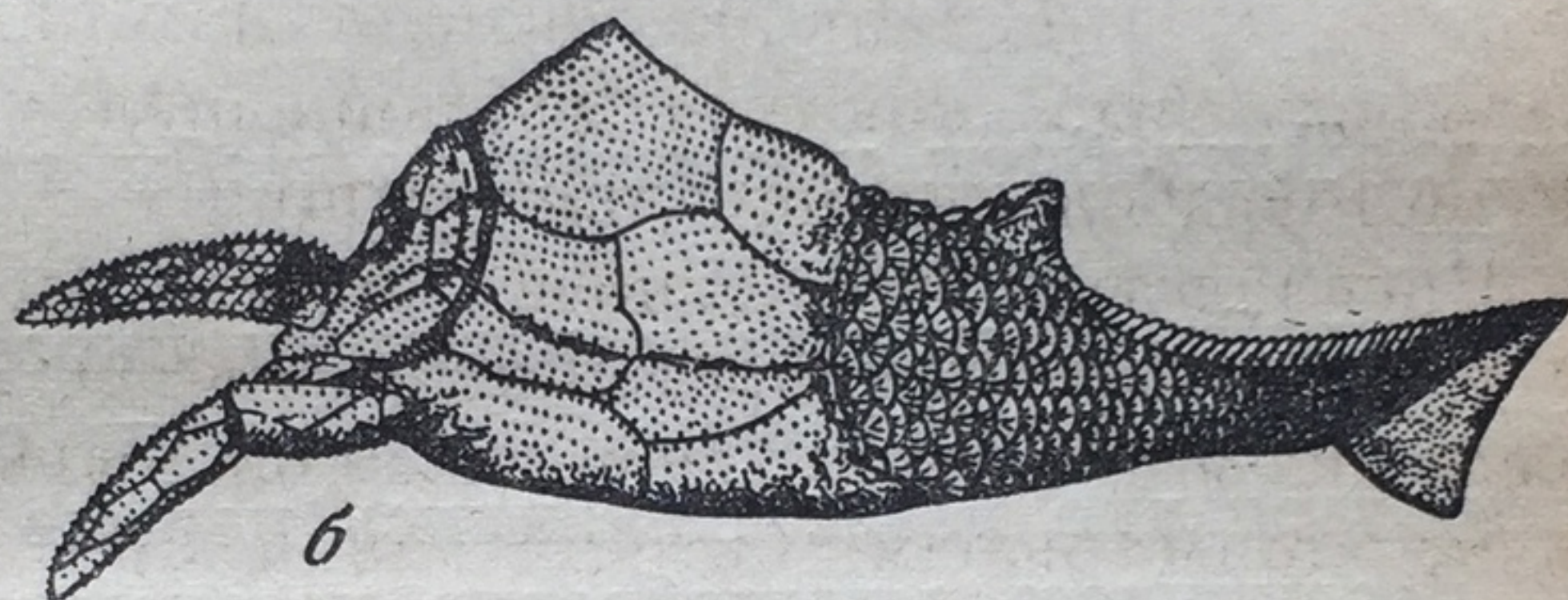
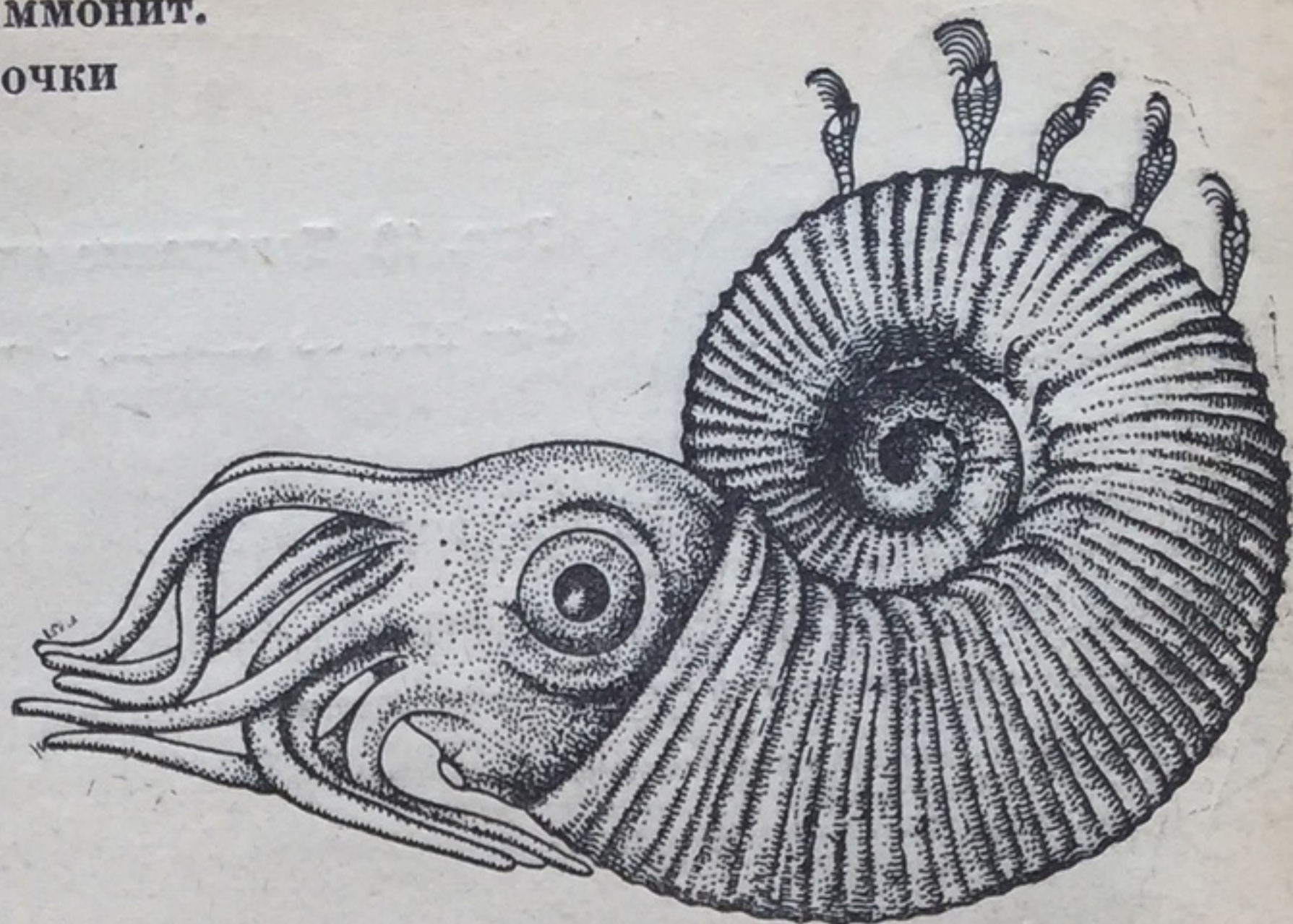


Рис. 11. Кистеперые (а, б) и двоякодышащие (в) рыбы

а, в — рыбы из отложений позднего девона, б — современная латимерия — «живое ископаемое»



Рис. 12. Так выглядел аммонит.  
На раковине морские уточки  
(из ракообразных)



люски. Трилобиты и панцирные рыбы начали сходиться со сцены.


Важнейший момент в развитии биосферы карбона — приобретение некоторыми амфибиями способности размножаться вне воды. Появились первые пресмыкающиеся. Увеличилось многообразие насекомых, начавших завоевывать воздушную среду. Стрекозы, жуки, тараканы дополняли разнообразие наземной фауны.

Недалеко от Перми обнаружены ископаемые остатки следующего периода, названного пермским. Этот период характеризуется резкими контрастами климата и усиленной тектонической деятельностью. На севере образовывались пустыни; в южном полушарии распространялись ледники. Неустойчивость климата и рельефа, активизация вулканизма отразились на развитии жизни.

В составе флоры произошли заметные изменения: вымерли трилобиты, началось развитие группы головоногих моллюсков — аммонитов (рис. 12), сформировались новые формы пресмыкающихся, некоторые из которых приобрели отдельные особенности млекопитающих.

Перестройка флоры и фауны, вызванная переменами в абиотических условиях, происходила в истории развития жизни неоднократно. Пока среда относительно постоянна, все существующие виды к ней приспособлены примерно в равной степени. Это неизбежный результат естественного отбора, отмечающего все неприспособленное. При существенных изменениях условий сразу обнаруживается качественная неравноценность видов в их отношении к новым факторам.





И. О. Солнцева в лаборатории, руководимой автором этой книги, показала, что розовые дрожжи сильно различаются по чувствительности к коротковолновому ультрафиолетовому облучению дозой  $6,5 \times 10^4$  эрг/мм. Наиболее устойчивые превосходят самые чувствительные по резистентности к этому фактору почти в 300 раз. В лаборатории также исследовалась устойчивость различных организмов к фенолу. По данным В. А. Алексеева, изучившего чувствительность к фенолу 64 видов насекомых и паукообразных, наиболее чувствительны личинки ручейников и поденок. Максимально переносимая концентрация (МПК) фенола от 0,5 до 50 мг/л. Самыми устойчивыми оказались клещи, жуки и их личинки — МПК до 2000 мг/л. Среди водорослей, по данным В. Я. Костяева, наиболее стойки к фенолу зеленые протококковые водоросли. Торможение роста у них отмечалось при концентрации фенола 50—55 мг/л, а полное его подавление — при 550—600 мг/л; у диатомей размножение прекращалось при 200, а у синезеленых водорослей — при 100 мг/л. Эти материалы показывают, что при каждом изменении внешних условий неизбежна переоценка ценностей; вымирание одних видов, выживание и развитие других.

Пермь — последний период палеозоя. С триаса, получившего название от цифры «три» — по числу отложений, найденных поверх пермских отложений в Южной Германии, начинается эра средней жизни, или мезозой.

Для триаса характерно относительное спокойствие земной коры. Лишь в середине периода произошла большая регрессия моря, сменившаяся в его конце трансгрессией. На суше развивались голосеменные растения. В море древние плеченогие уступили место моллюскам, интенсивно развивались аммониты, появились белемниты, десятиногие раки. Среди позвоночных возникли настоящие костистые рыбы. Наиболее характерная особенность триаса — буквально взрывное развитие пресмыкающихся. Это время динозавров, гаттерий, черепах, крокодилов, ихтиозавров и других представителей рептилий. В конце триаса, видимо, появились первые настоящие млекопитающие.

Следующий период — юра, названный по имени Юрских гор на границе Франции и Швейцарии, отличался относительно мягким климатом. Наряду с папоротниками, хвойными, похожими на пальмы саговниками и гинк-



говыми деревьями началось развитие покрытосеменных растений. «Семя как совершенный орган зародышевой жизни, как возможность развивать и сохранять зародыши от разрушительных климатических влияний дало растениям возможность проникнуть в глубь обширных материковых пространств, оторваться от морских побережий и, используя кратковременные влажные периоды в связи с временами года, развить обширные заросли. А там, где растений много, они сами увлажняют воздух, испаряя воду за счет грунтовых вод, и дают возможность ютиться в их тени также и представителям древних типов, самостоятельно живших лишь у воды»<sup>5</sup>, — писал академик В. Л. Комаров.

В водах появились диатомовые водоросли. Большого прогресса достигли насекомые. Продолжалось развитие рептилий, некоторые динозавры достигали чудовищных размеров: диплодок — 30 м в длину, стегозавр — более 6 м в высоту (рис. 13—15). В течение юры пресмыкающиеся освоили все ниши жизни: море, сушу, воздух. Появились первые птицы, продолжалось развитие млекопитающих.

Система мела характеризуется мощными меловыми отложениями, образовавшимися из известковых водорослей, осколков раковин моллюсков и глобигерин. Покрытосеменные растения приблизились по своему облику к современным, уменьшилось количество хвойных. В морях процветали костистые рыбы, акулы и морские рептилии — ихтиозавры. В конце мела произошли коренные преобразования органического мира. Вымерли многие группы высших растений (в первую очередь беннеттитовые), в морях исчезли аммониты и основные группы белемнитов. На суше вымерли все динозавры, летающие ящеры, многие водные пресмыкающиеся.

Наиболее драматическое событие мела — вымирание динозавров. Для объяснения причин этого явления предложено много гипотез. Конкуренция с млекопитающими, истребление млекопитающими яиц динозавров, старческое перерождение всей группы, эпидемия, повышенная радиоактивность — вот их неполный перечень. Изучение истории развития жизни в связи с геологической исто-

<sup>5</sup> Комаров В. Л. Происхождение растений. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1943, с. 175.



Рис. 13. Гигантские диплодоки юры



Рис. 14. Юрские ихтиозавры





Рис. 13. Гигантские динлодоки юры

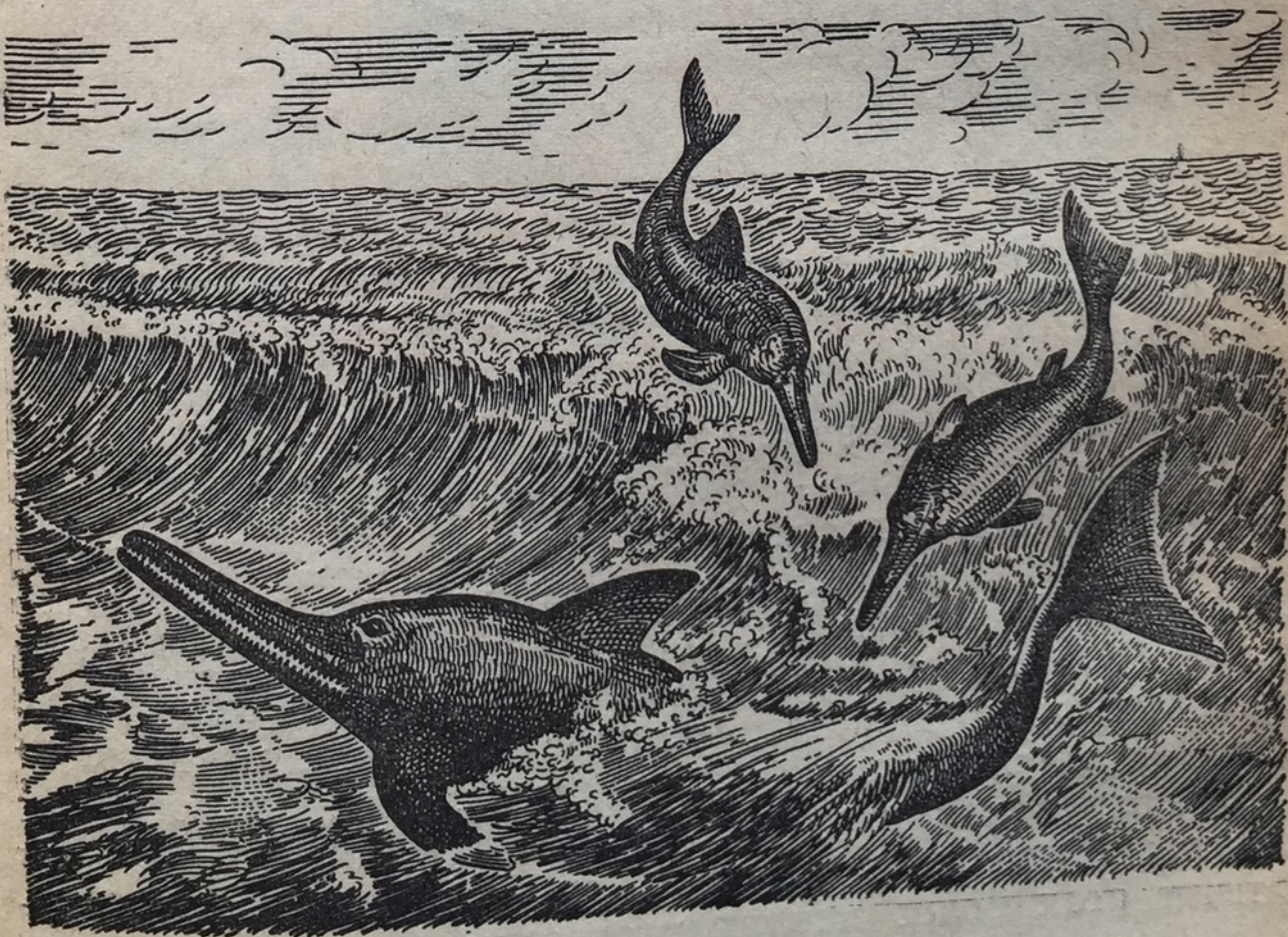


Рис. 14. Юрские ихтиозавры





Рис. 15. Летающие ящеры юрского периода: лишенный перьев птеродактиль и пернатый археоптерикс, родоначальник птиц

рией позволяет, по-видимому, дать более правдоподобное объяснение. Юра — время расцвета динозавров — характеризовалась относительно мягким и теплым климатом. Обилие воды благоприятствовало развитию растительности. Кормовая база растительноядных динозавров была обильной и достаточно устойчивой. Они могли кормиться на суше, чего раньше не было, распространились в морях и пресных водоемах, освоили воздух.

В мелу условия существования изменились. Процессы горообразования привели к осушению материков. Климат стал более континентальным. Произошла смена



Рис. 16. Млекопитающие расы и предки хищников



Рис. 17. Гигантские гавианы 5 м в загривках (носорогов)





Рис. 16. Млекопитающие начала третичного периода. Гигантские диноцерасы и предки хищников оксиены (справа)



Рис. 17. Гигантские индрикотерии — крупнейшие млекопитающие, достигавшие 5 м в загривке, и два убегающих аллоцеропса (предки современных носорогов)



растительного покрова, что, видимо, сопровождалось снижением содержания кислорода и повышением уровня  $\text{CO}_2$ . Изменение состава атмосферы — достаточное основание для вымирания крупных пресмыкающихся. Продолжавшееся около 150 млн. лет господство этой удивительной по разнообразию форм и размеров группы окончилось. На сцену жизни стали выходить находившиеся до этого времени на ее задворках млекопитающие. Появились клоачные сумчатые и плацентарные, в частности насекомоядные, млекопитающие. Иначе говоря, произошла очередная перестройка биосферы.

Эра новой жизни — кайнозой — начинается третичным периодом (палеоген, неоген). В результате геологических преобразований строение поверхности Земли приблизилось к современному. Образовалось Тихоокеанское кольцо вулканов. В морях появились китообразные и ластоногие, крупные двустворчатые моллюски, но исчезли белемниты. На суше продолжалось развитие лиственных деревьев, появились злаки. Усилилось формообразование у млекопитающих (рис. 16, 17).

Четвертичный период, или антропоген, характеризуется двумя важными событиями: крупным оледенением всего северного полушария и появлением на арене жизни человека. В течение этого периода сформировалась современная структура биосферы (рис. 18).

### Первые итоги

Приведенный выше краткий обзор развития жизни на Земле позволяет сделать следующие бесспорные выводы:

1. Начиная с древнейших времен и до нашего времени шло усложнение биоты (органического мира в целом). Оно выражалось в двух основных процессах: в увеличении разнообразия живых существ и в усложнении их организации.

2. В течение геологического времени происходило увеличение биомассы живых организмов. Жизнь, зародившись первоначально в море, охватила затем сушу, воздух, проникла в глубины океанов.

3. Приспособление организмов к новым условиям — процесс многоступенчатый и длительный. При этом живое «умело использует» различные геологические события, облегчающие приспособление к новым условиям; напри-

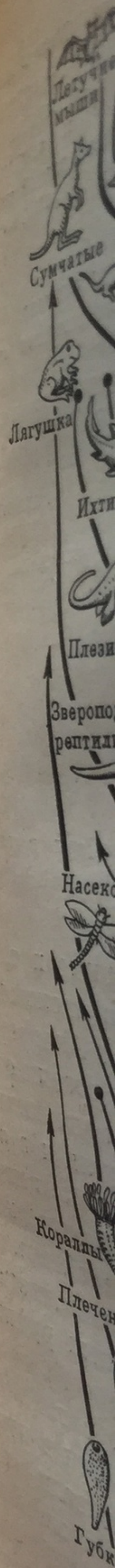
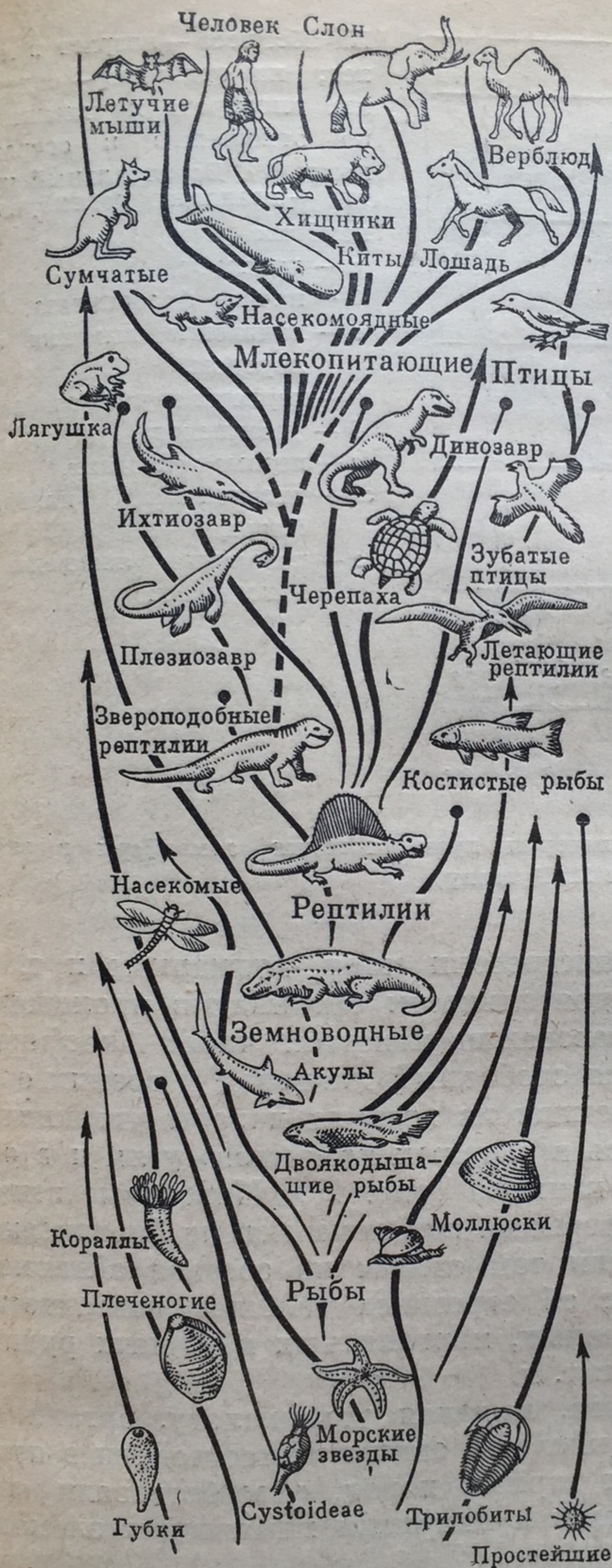


Рис. 18. Развитие жизни, кончающаяся стрелой.  
З. М. М. Ка



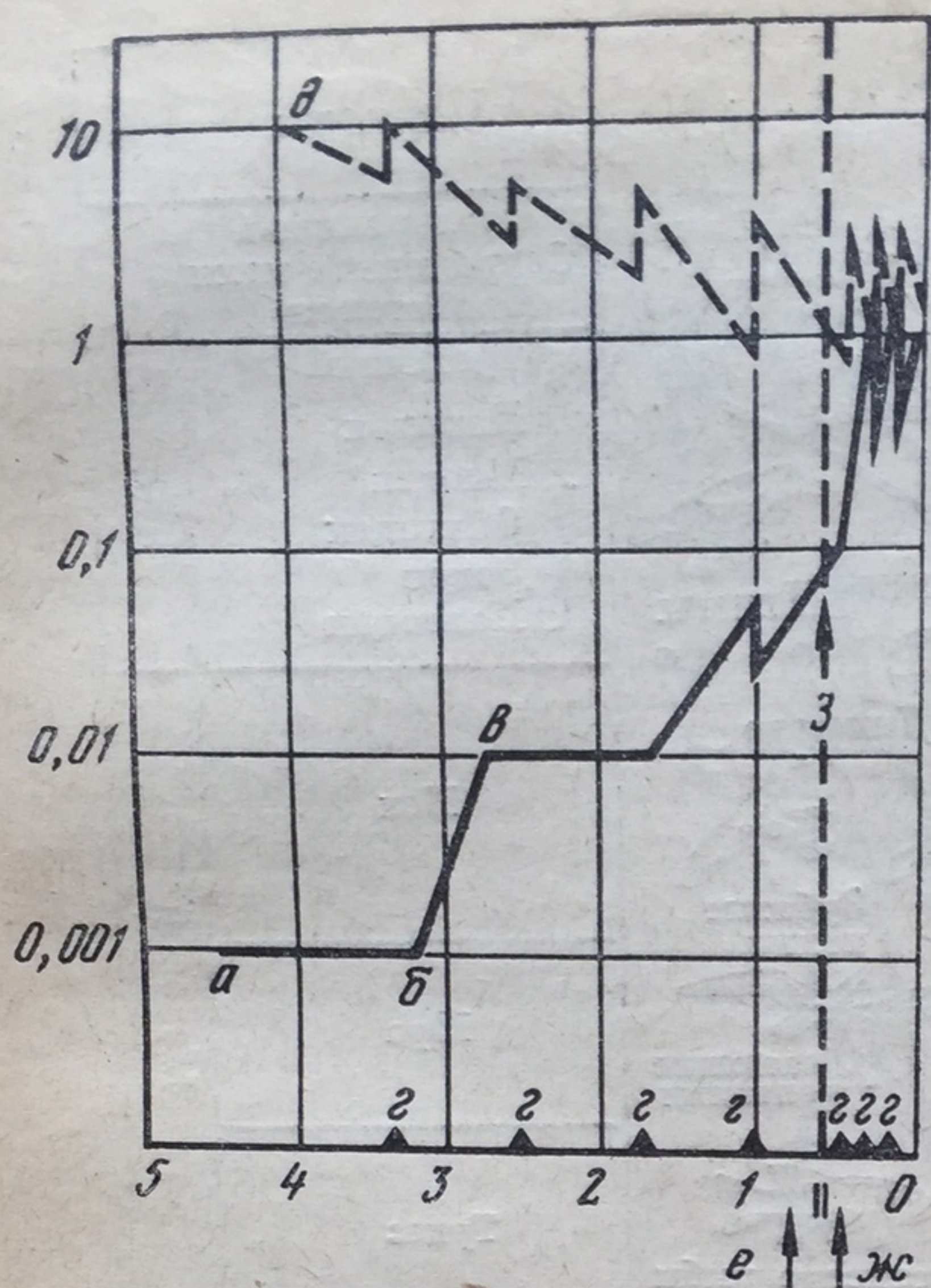


Периоды	Эры
Четвертичный Современная эпоха Плейстоцен	Кайнозой
Третичный	
Плиоцен	
Миоцен	
Олигоцен	
Эоцен	Мезозой
Палеоцен	
Мел	
Юра	Палеозой
Триас	
Пермь	
Карбон	
Девон	
Силур	
Ордовик	
Кембрий	

Рис. 18. Развитие животного мира от кембрия до наших дней

Линия, кончающаяся точкой, указывает на вымирание; линия, кончающаяся стрелкой, — данная группа существует и сейчас (по М. Кальвину)





На абсциссе — возраст в млрд. лет; на ординате — содержание кислорода и углекислоты по отношению к современному (1). Вертикальный пунктир — граница докембрия и кембрия.

- а — кислород,
- б — начало фотосинтеза,
- в — появление дыхания кислородом,
- г — периоды горообразования,
- д — углекислота,
- е — первые животные,
- ж — древнейшая наземная флора,
- з — появление животных с раковинами

Рис. 19. Предполагаемая история преобразования атмосферы в связи с развитием организмов (по М. Руттену)

мер, регрессии и трансгрессии моря, вулканизм и т. п.

4. В итоге жизнедеятельности организмов происходили коренные преобразования неживой части биосферы. В атмосфере появился свободный кислород и возник озоновый экран; извлеченная из воздуха и воды углекислота законсервировалась в залежах каменного угля и в отложениях карбоната кальция (рис. 19). Некоторые вещества на длительные периоды выключались из биотического круговорота, вышли тем самым из состава активной биосферы. Речь идет об огромных залежах известняка, каменного угля, железных, марганцевых и медных рудах, скоплениях селитры и т. п.

5. Живые существа, выделяя углекислоту, органические и минеральные кислоты, активно участвовали в процессах выветривания горных пород, способствовали выравниванию лица Земли и миграции химических элементов.

6. Обращает на себя внимание большая неравномерность в развитии жизни. Вероятно, с архейских времен живут на Земле синезеленые водоросли и бактерии, мор-

фологически изме  
же линиях жизни  
которые привели  
ких реакций, а з  
Очень широки  
но которому сов  
ганизмов разли  
древних до все  
виды, сохранив  
кембрия, как л  
пы, начавшие о  
(млекопитающи  
дов — человек.

Подобная то  
Все современны  
свое развитие  
возрасте, а в н  
вителей разных  
пример, прежде  
третичного пе  
«набирали сил  
эволюционного  
смысл: возраст  
Переломные м  
а особенностям  
клической стру

7. Наряду

ганизмов шло

не способных

8. Биосфер

тории Земли

коренным обр

климат усту

оледенением

тельность при

цессам, к изм

моря вызыва

регрессии об

ков то объед

бассейны. В

ним образом

все эти измен

ле продолжа



фологически изменившиеся сравнительно мало. В других же линиях жизни произошли колоссальные изменения, которые привели к возникновению сложных поведенческих реакций, а затем и высшей нервной деятельности.

Очень широко распространено представление, согласно которому современная биосфера состоит из групп организмов различного эволюционного возраста, от самых древних до все более молодых. К первым относят такие виды, сохранившиеся в относительно неизменной форме с кембрия, как лингула из плеченогих, ко вторым — группы, начавшие особенно усиленно развиваться в кайнозое (млекопитающие, птицы); один из самых молодых видов — человек.

Подобная точка зрения, по меньшей мере, не точна. Все современные организмы имеют один возраст, начав свое развитие где-то в архее. Дело не в эволюционном возрасте, а в неравномерности темпов эволюции представителей разных групп организмов. Млекопитающие, например, прежде чем начать победное шествие с начала третичного периода, в течение многих миллионов лет «набирали силы, ожидая подходящих условий». Понятие эволюционного возраста, таким образом, имеет лишь один смысл: возраст переломного момента в развитии группы. Переломные моменты определяются не возрастом группы, а особенностями эволюции биосферы, местом вида в циклической структуре жизни.

7. Наряду с появлением и развитием одних форм организмов шло вымирание других, по каким-то причинам не способных продолжать эстафету жизни.

8. Биосфера в целом исключительно устойчива. В истории Земли происходили весьма серьезные процессы, коренным образом преобразующие лик планеты: жаркий климат уступал место холодному, сопровождавшемуся оледенением огромных пространств, тектоническая деятельность приводила к мощным горообразовательным процессам, к изменениям в составе атмосферы; трансгрессии моря вызывали затопление огромных пространств суши, регрессии обнажали морское дно, перемещение материков то объединяло, то разъединяло континенты и водные бассейны. В результате деятельности организмов коренным образом изменился состав атмосферы. Несмотря на все эти изменения планетарного масштаба, жизнь на Земле продолжала существовать и развиваться. Причем,



именно такие ее особенности, как неравномерность развития, разнообразие и широкое распространение, прогрессирующие по мере хода геологических эпох, и обеспечили буферность жизни. Получается, что сама жизнь создает условия, благоприятствующие ее дальнейшему развитию.

Общий вывод, вытекающий из анализа развития жизни на Земле, таков: суммарная жизнедеятельность развивающихся видов организмов определяет особенности биосферы, которые в свою очередь обуславливают возможности выживания и направления эволюционных преобразований отдельных видов.

Короче, направление эволюционных преобразований отдельных видов представляет собой функцию их отношения к эволюирующей биосфере.

### Жизнь как форма дифференциации материи

Целесообразно взглянуть на процесс формирования жизни с позиций, выходящих за пределы биологии.

Среди теоретиков-эволюционистов широко распространено представление об уровнях развития. Согласно этой точке зрения, материя в ходе прогрессивного развития как бы поднимается на новые, более высокие ступени. Водород превращается в гелий, из гелия образуются более тяжелые элементы, на их основе формируются простейшие органические вещества и т. д. Материя, как по ступенькам лестницы, восходит от простого к сложному.

Подобное широко распространенное представление, кажущееся очевидным, в действительности оказывается односторонним. Сущность прогрессивного развития заключается не только в повышении степени сложности последующих ступеней развития, но и в большей организованности всего развивающегося материала. Дело в том, что новые ступени развития не только противостоят своим предшественникам как более сложные; с их возникновением усложняется вся структура развивающейся материи. Новое, более сложное, возникнув в старом, как правило, способно существовать только вместе с ним. Космическая эволюция материи, с этой точки зрения, представляется как процесс прогрессирующей дифференциации форм ее

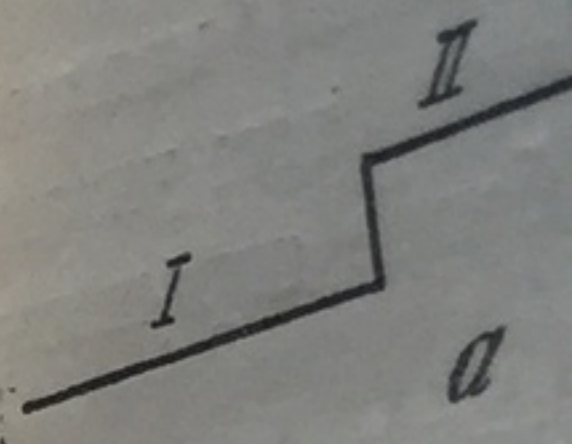


Рис. 20. Два представ  
а — концепция ступе  
мается от низшего у  
витии как о прогрессе  
ференциации находя  
результат интеграции  
рисунке представлен  
III—IV—V

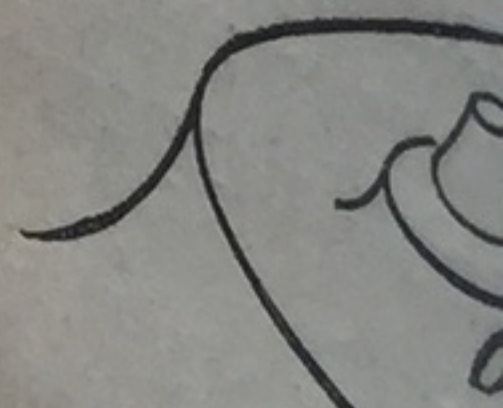


Рис. 21. Эволюционный  
Материя развивается в  
лены четыре направлени  
эволюция конуса а



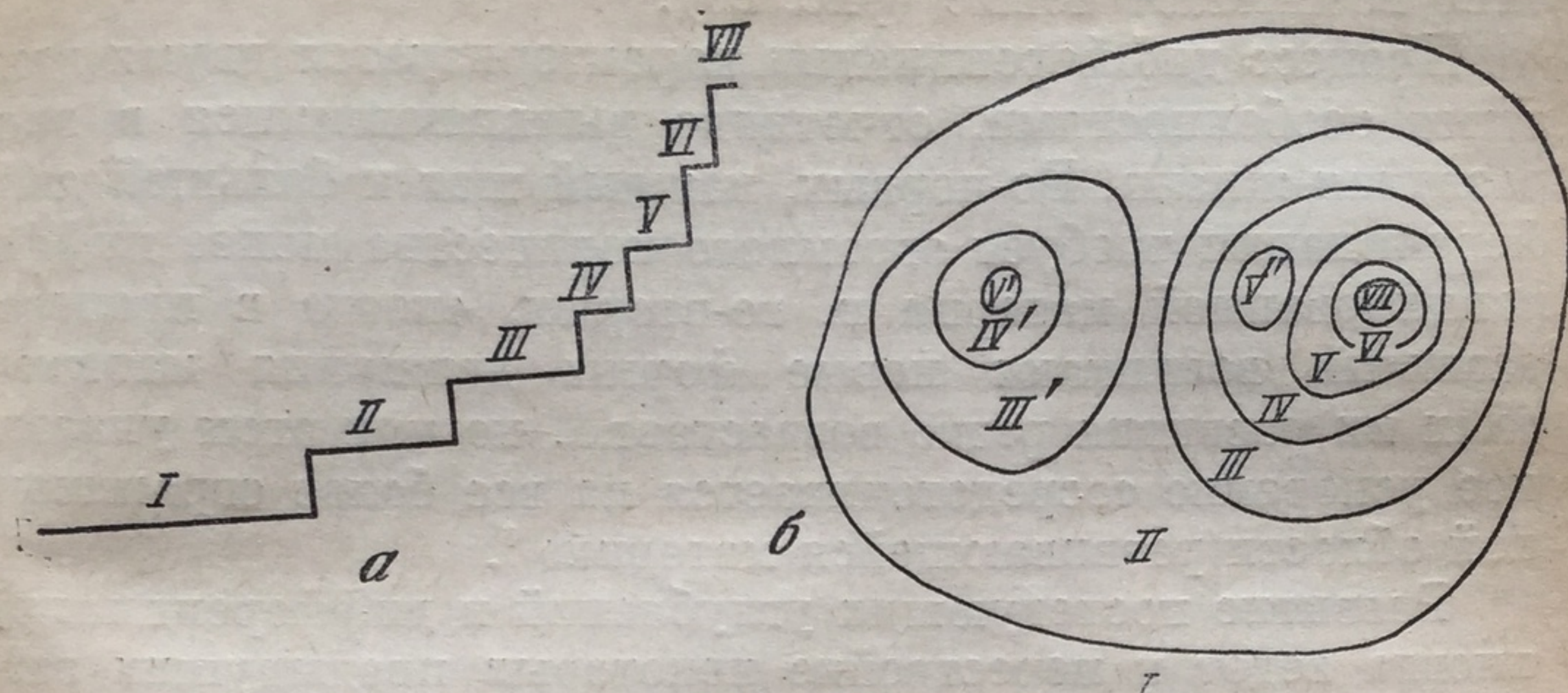


Рис. 20. Два представления о процессе развития

а — концепция ступеней развития. Материя, как по ступенькам, поднимается от низшего уровня (I) к высшему (VII); б — представление о развитии как о прогрессирующей дифференциации. Последующие формы дифференциации находятся внутри предшествующих, представляя собой результат интеграции рассеянной информации предыдущих уровней. На рисунке представлены два направления дифференциации I—VII и I—II—III—IV—V

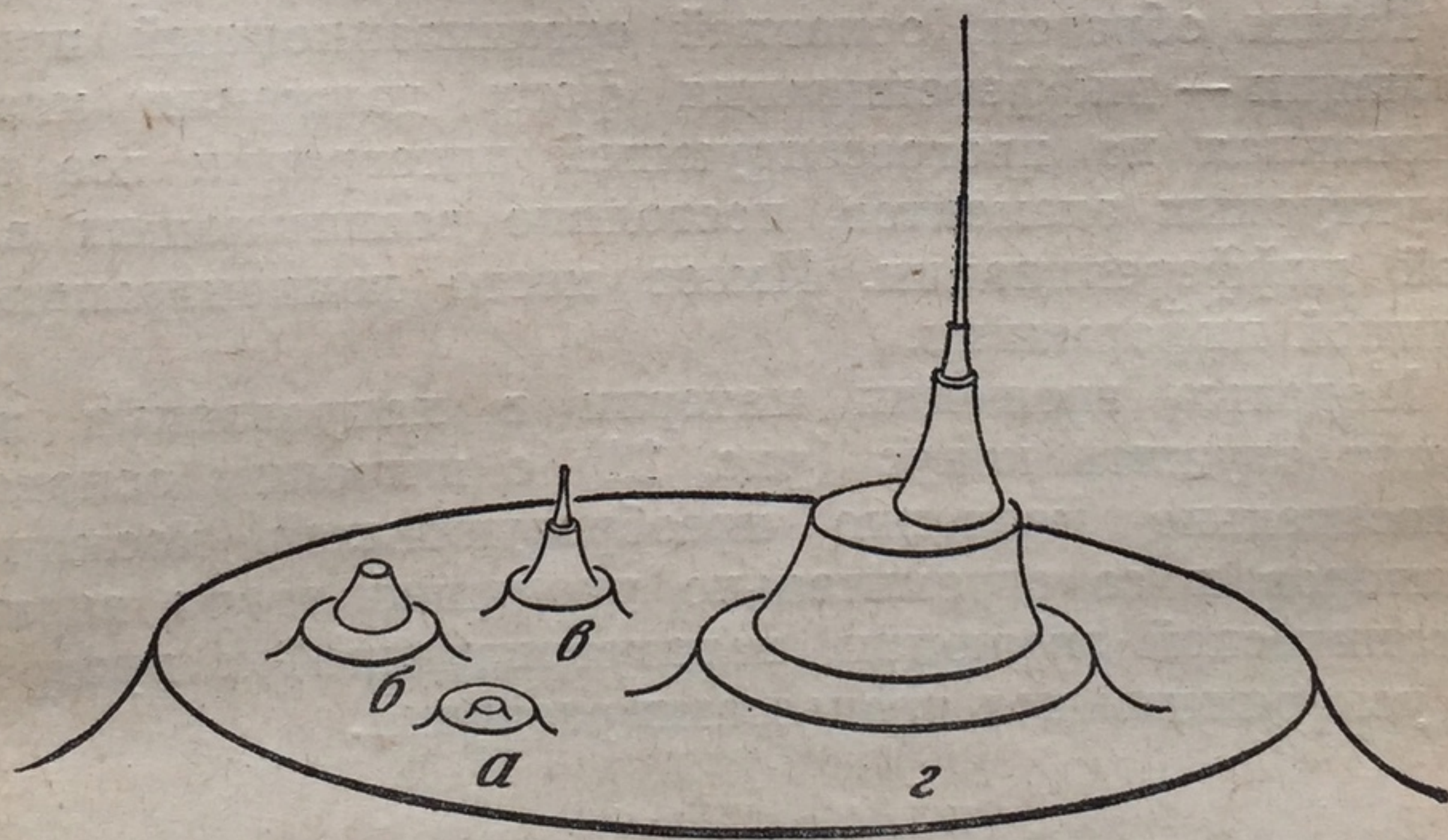


Рис. 21. Эволюционный «ландшафт»

Материя развивается в различных направлениях. На рисунке представлены четыре направления эволюции а, б, в, г. Дальше всего продвинулась эволюция конуса г



движения, в котором наряду со старыми формами постоянно возникают новые (рис. 20).

Процесс дифференциации характеризуется двумя важными особенностями, отчетливо выявляющимися в ходе развития жизни. Во-первых, каждый шаг к большей дифференциации требует огромного количества менее дифференцированной материи и, во-вторых, «когда в процессе развития возникают новые формы движения материи, темп их развития резко возрастает..., но при этом указанное ускорение сосредоточивается на все более ограниченной области развивающейся материи»<sup>6</sup>.

Развитие последующих углублений и дифференциаций иногда ведет к перестройке некоторых предыдущих этапов или даже к их ликвидации. Однако это случается далеко не всегда. В основном наряду с высшими формами продолжают существовать и низшие, являясь и основой, и средой, а иногда и источником новых преобразований.

В каждой вновь возникшей форме организации материи появляются и свойственные только ей, ведущие факторы развития. Они подготавливают переход к следующему этапу дифференциации. Этот переход осуществляется путем объединения структурных элементов данного этапа в результате образования новых форм связи между ними за счет использования энергии предыдущих уровней.

Таким образом, основной организационный принцип эволюции — дифференциация форм движения материи, основанная на прогрессирующей интеграции все новых структурных элементов, постоянно возникающих в ходе этой дифференциации. Имеет место концентрация рассеянной информации.

Моделью эволюции материи в направлении жизни может служить конус (рис. 21) с широким основанием относительно медленно преобразующихся космических факторов и со стремительно уходящей вверх вершиной органической эволюции, характеризующейся прогрессивно ускоряющимися процессами развития.

<sup>6</sup> Опарин А. И. Жизнь и ее соотношение с другими формами движения материи. — В кн.: О сущности жизни. М.: Наука, 1964, с. 11.

Содержание  
ным. Первон  
ские глобулы  
ученых XVII  
Ж. Л. Бюффон  
якобы составл  
Такое пониман  
прошлого века.  
Существенн  
лировал в 187  
графии «Проис  
тельной биосф  
зованной жив  
большого трех  
автор пишет, ч  
вие идей Ж. Б  
ческого мира.  
С работ Зюс  
ставления о би  
селяющих Зем  
взгляда придер  
мер Н. М. С  
П. И. Броуно



## СОВРЕМЕННАЯ БИОСФЕРА

Биосфера — это среда нашей жизни, это та «природа», которая нас окружает, о которой мы говорим в разговорном языке.

*В. И. Вернадский*

## Понятие «биосфера»

Содержание понятия биосферы не всегда было однозначным. Первоначально биосферами называли гипотетические глобулы (видимо, под влиянием идей французских ученых XVIII века П. Л. Мопертюи и особенно Ж. Л. Бюффона о бессмертных органических молекулах), якобы составляющие живую основу всех организмов. Такое понимание продержалось во Франции до середины прошлого века.

Существенно иное представление о биосфере сформулировал в 1875 г. австрийский геолог Э. Зюсс. В монографии «Происхождение Альп» он говорит о «самостоятельной биосфере» как об особой оболочке Земли, образованной живыми организмами. В заключительной главе большого трехтомного труда «Лик Земли» (1909) этот автор пишет, что понятие «биосфера» возникло как следствие идей Ж. Ламарка и Ч. Дарвина о единстве органического мира.

С работ Зюсса датируется начало биологического представления о биосфере как о совокупности организмов, населяющих Землю, как о живой оболочке планеты. Такого взгляда придерживались многие русские географы, например Н. М. Сибирцев (1899), Д. Н. Анучин (1902), П. И. Броунов (1910), А. А. Григорьев (1948), англий-



ский исследователь и философ Дж. Бернал (1969). Французские ученые Э. Леруа (1927) и П. Тейяр де Шарден (1965, 1969) также взяли за основу определение Зюсса, однако, трактуют его в идеалистическом плане. Согласно Тейяру, биосфера — живой пласт планеты — одна из стадий воплощения бога.

Представление Зюсса о биосфере как об особой оболочке Земли использовал и В. И. Вернадский (1926), вложив в него, однако, существенно иное, биогеохимическое, содержание. Биосфера, по Вернадскому, — область распространения жизни, включающая наряду с организмами и среду их обитания. Тейяр де Шарден в сборнике статей «Будущее человека» (1969) выразил свое несогласие с подобной трактовкой, явно противоречащей его идеалистической концепции эволюции.

Разработка биогеохимического представления о биосфере была тесно связана с практической деятельностью В. И. Вернадского в Комиссии Академии наук по изучению естественных производственных сил России (начало 1915 г.).

Зачатки этого представления можно обнаружить уже в высказываниях ученых XVII и XVIII вв. (Б. Варениус, Х. Гюйгенс, Ф. Вик д'Азир, Ж. Л. Бюффон), в книге «Космос» А. Гумбольдта (1848—1869), в трудах В. В. Докучаева (1899). Сам Вернадский называет в качестве своих предшественников Ламарка, Гумбольдта и Докучаева.

В настоящее время оба понимания биосферы, по Зюссу и по Вернадскому, существуют. Н. В. Тимофеев-Ресовский<sup>1</sup> предлагает говорить о биосфере в узком и широком понимании. Представляется более целесообразным употреблять это понятие, вкладывая в него смысл, приданный Вернадским, — область распространения жизни, используя для биосферы в «узком смысле» выражения: «совокупность организмов», «пленка жизни», «живой покров Земли», «биота», «биос».

Верхняя граница биосферы, по Вернадскому (1965), проходит на высоте 15—20 км, охватывая всю тропосферу и нижнюю часть стратосферы: озон находится у полюсов в слое 8—30 км, в тропиках 15—35 км. Снизу биосфера

<sup>1</sup> См. в кн.: Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969, с. 333.



ограничена отложениями на дне океанов (до глубины свыше 10 км) и глубиной проникновения в недра Земли организмов и воды в жидком состоянии. Подстилающая литосфера, верхняя стратосфера, ионосфера и космическое пространство служат биосфере средой. Основным энергетическим источником, обеспечивающим функционирование биосферы, — лучистая энергия Солнца.

Таким образом, биосфера — это особая термодинамически открытая оболочка Земли, вещество, энергетика и организация которой обусловлены и обуславливаются взаимодействием ее биотического и абиотического компонентов. Она, следовательно, включает совокупность организмов и их остатки, а также части атмосферы, гидросферы и литосферы, населенные организмами и видоизменяемые их деятельностью.

Эволюционные преобразования абиотических компонентов биосферы достаточно подробно освещены в монографиях М. И. Будыко (1971, 1977) и А. И. Перельмана (1973, 1975). Поэтому в настоящей работе главное внимание уделено компоненту, определяющему специфику биосферы, — живому покрову Земли. Из этого, конечно, не следует, что автор недооценивает значение других компонентов, игнорируя их вклад в развитие поверхности нашей планеты. В книге ограниченного объема приходится чем-то жертвовать.

### Численность видов организмов

Различные исследователи попытались подсчитать число видов, населяющих планету. Эти подсчеты не могут претендовать на большую точность, тем более что разные авторы дают разные цифры. Порядок величин, однако, у всех авторов один и тот же, и относительная численность видов, принадлежащих к различным группам, также совпадает. Ниже приведены данные о видовом разнообразии органического мира, взятые из книги американского генетика Т. Добжанского (1953).

Эти данные позволяют сделать ряд интересных выводов. Численность видов животных (1 млн.) почти в четыре раза превосходит численность видов растительных организмов (265,5 тыс.). Животное население планеты, следовательно, более разнообразно, чем растительное. Ведущее положение среди животных занимают членистоно-



Животные	Количество видов, тыс.
Членистоногие . . . . .	815
в том числе насекомые . . . . .	750
Моллюски . . . . .	88
Позвоночные . . . . .	35
в том числе рыбы . . . . .	18
птицы . . . . .	8,6
рептилии и амфибии . . . . .	5,5
млекопитающие . . . . .	3,5
Черви и червеобразные . . . . .	25
Простейшие . . . . .	15
Кишечнополостные и гребневники . . . . .	10
Губки . . . . .	5
Иглокожие . . . . .	4,7
Оболочники и первичнохордовые . . . . .	1,7
Всего животных . . . . .	1000

Растения	
Цветковые (покрытосеменные) . . . . .	150
Грибы . . . . .	70
Мхи . . . . .	15
Водоросли . . . . .	14
Папоротникообразные . . . . .	10
Печеночные мхи . . . . .	6
Голосеменные . . . . .	0,5
Всего растений . . . . .	265,5
Всего организмов . . . . .	1265,5

гие, в частности насекомые, на долю которых приходится 75% от общего числа видов. Специалисты энтомологи утверждают, что, помимо учтенных видов насекомых, на нашей планете существует примерно столько же неучтенных и что, следовательно, действительный удельный вес этой группы организмов значительно превосходит 75%. За членистоногими идут моллюски. Позвоночные животные занимают третье место, не достигая 4% от общей численности видов, а млекопитающие составляют лишь десятую часть позвоночных. Больше 50% от числа видов позвоночных приходится на долю рыб. Получается, что если у членистоногих наиболее интенсивное видообразование шло среди сухопутных видов (насекомые), у позвоночных животных возникновению большего видового разнообразия благоприятствовала водная среда.

Среди растений  
ходится на до  
сформировавшей  
хопутных растений  
уступая грибам  
ставляют меньше  
семенных.

Соотношение  
мной биосфере  
растал внимание  
тип покрытосеме  
ли их видового  
эволюции. Среди  
нообразию видов  
щего числа видов  
ны, связанные в  
другой — находящ  
из млекопитающих

Подсчет числа  
мов дал весьма и  
хопутных животн  
дов, водных — тол  
но и для растений  
данные показываю  
ния на суше больш  
открыл широкие пе  
Процесс выхода  
характер. Не счита  
жизни на Земле  
классов, принадле  
вотных; 60 класс  
тались в море. Н  
земных организмо  
жизни на суше по

Несколько по-ином  
ленности видов о  
ристики — биомасс  
ва. В табл. 3 при  
Земли, выражены  
2 Базилевич Н. И.,  
вещество планеты



Среди растений более 50% всех видов (150 тыс.) приходится на долю покрытосеменных, наиболее поздно сформировавшейся группы высших, преимущественно сухопутных растений. Водоросли занимают четвертое место, уступая грибам и мхам. По численности видов они составляют меньше одной десятой от численности покрытосеменных.

Соотношение численности различных видов в современной биосфере, конечно, не случайно. Еще Дарвин обращал внимание на тесную взаимозависимость в развитии покрытосеменных и насекомых. Рекордные показатели их видового разнообразия — итог взаимосвязанной эволюции. Среди млекопитающих ведущее место по разнообразию видов занимают грызуны (2500 видов из общего числа видов млекопитающих 3500), с одной стороны, связанные в своем развитии с покрытосеменными, с другой — находящиеся под постоянным прессом хищников из млекопитающих и птиц.

Подсчет числа видов водных и сухопутных организмов дал весьма интересные результаты. Число видов сухопутных животных составляет 93% от общего числа видов, водных — только 7%. То же соотношение характерно и для растений — 92% сухопутных и 8% водных. Эти данные показывают, что возможность для видообразования на суше больше, чем в водной среде. Выход на сушу открыл широкие перспективы для прогрессивной эволюции. Процесс выхода из воды на сушу носил выборочный характер. Не считая предков позвоночных, способными к жизни на Земле оказались представители лишь шести классов, принадлежащих по существу к трем типам животных; 60 классов, входящих в состав 18 типов, остались в море. Несмотря на это, численность видов наземных организмов выше, чем морских форм. Эволюция жизни на суше пошла явно ускоренными темпами.

### Биомасса

Несколько по-иному выглядит биосфера, если вместо численности видов обратить внимание на весовые характеристики — биомассу и продукцию органического вещества. В табл. 3 приведены данные о биомассе организмов Земли, выраженные в миллиардах тонн сухого веса<sup>2</sup>.

<sup>2</sup> Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розов Н. Н. Сколько весит живое вещество планеты? — Природа, 1971, № 1, с. 46—53.



Таблица 3

Биомасса организмов Земли

Сухое вещество	Континенты			Океан			Всего
	Зеленые растения	Животные и микроорганизмы	Итого	Зеленые растения	Животные и микроорганизмы	Итого	
Тонны · 10 <sup>9</sup>	2400	20	2420	0,2	3	3,2	2423,2
Проценты	99,2	0,8	100	6,3	93,7	100	

При рассмотрении данных таблицы бросаются в глаза соотношения между растительной биомассой и биомассой животных и микроорганизмов континентов и мирового океана. На континентах преобладают растения, в океане — животные. Поражает сравнительно низкая биомасса организмов океана — всего 0,13% — от суммарной биомассы живых организмов планеты, несмотря на то, что поверхность океана занимает 70,2% всей поверхности Земли. Таким образом, новейшие исследования советских ученых (Л. А. Зенкевич, В. Г. Богоров, И. О. Кобленц-Мишке) не подтвердили широко распространенной точки зрения о большей насыщенности жизнью вод океана по сравнению с сушей.

Из данных таблицы следует еще один важный вывод — живое вещество планеты сосредоточено в основном в зеленых растениях суши. В настоящее время они определяют его характер. Организмы, не способные к фотосинтезу, составляют менее 1%. Эти цифры интересно сопоставить с приведенными ранее величинами, характеризующими видовое разнообразие животных и растений. Число видов растений составляет несколько менее 21% от общего учтенного числа организмов. На виды животных падает 79%, составляющих менее 1% всей биомассы Земли!

Читатель, вероятно, уже сделал вывод из этого сопоставления. Перед нами новый пример, иллюстрирующий одну из фундаментальных закономерностей истории развития: более высокий уровень дифференциации сосредоточен в меньшем объеме, чем уровень менее дифференцированный.

Основа биосферы — осуществление организмов, — говорится. В задаче проблема. На теле кпасы достаточны для осуществления. ИЛИ ПОЗДНИЙ СПОСОБ БЕСКОНЕЧНО ВРАЩАТЬСЯ ИМЕННО ЭТО ЧЕЛОВЕЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО СОЕДИНЯЕТСЯ ЧЕЛОВЕЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО С ЭТОЙ СТАВЛЯЕТ ПОЛЬЗУЯ И ПРОДУКТЫ РАСТВОРА, СРЕДУ ТО, КА РОЛЬ ОСТАТКИ ЯВЛЯЮТСЯ ИХ СТЕЙЩИЕ СЛОВАТОРОВ, СИНТЕЗЕ НОДИН ТОМ, ЧТО РАСПАДА, СКИЕ СОЕДИНЕНИЯ ИНФОРМАЦИОННЫМ ТЕЛА ПРЕИМУЩЕСТВЕННО ПОЭТОМУ С. Вильямс с. 11. Там же.



## Биотический круговорот

Основа биосферы — круговорот органического вещества, осуществляющийся при участии всех населяющих ее организмов, — то, что получило название биотического круговорота.

В закономерностях биотического круговорота решена проблема длительного существования и развития жизни. На теле конечного объема, каковым является Земля, запасы доступных минеральных элементов, необходимых для осуществления функций жизни, не могут быть бесконечными. Если бы они только потреблялись, жизнь рано или поздно должна была бы прекратиться. «Единственный способ придать ограниченному количеству свойство бесконечного, — пишет В. Р. Вильямс, — это заставить его вращаться по замкнутой кривой»<sup>3</sup>. Жизнь использовала именно этот метод. «Зеленые растения создают органическое вещество, незеленые разрушают его. Из минеральных соединений, полученных от распада органического вещества, новые зеленые растения строят новое органическое вещество и так без конца»<sup>4</sup>.

С этой точки зрения, каждый вид организмов представляет собой звено в биотическом круговороте. Используя в качестве средств существования тела или продукты распада одних организмов, он должен отдавать в среду то, что могут использовать другие. Особенно велика роль микроорганизмов. Минерализуя органические остатки животных и растений, микроорганизмы превращают их в «единую валюту» — минеральные соли и простейшие органические соединения типа биогенных стимуляторов, снова используемые зелеными растениями при синтезе нового органического вещества.

Один из главных парадоксов жизни заключается в том, что ее непрерывность обеспечивается процессами распада, деструкцией. Разрушаются сложные органические соединения, освобождается энергия, теряется запас информации, свойственный сложно организованным живым телам. В результате деятельности деструкторов, преимущественно микроорганизмов, любая форма жизни неизбежно будет включаться в биотический круговорот. Поэтому с их помощью осуществляется естественная са-

<sup>3</sup> Вильямс В. Р. Агрономия. Собр. соч., т. 10. М.: Сельхозгиз, 1952, с. 11.

<sup>4</sup> Там же.



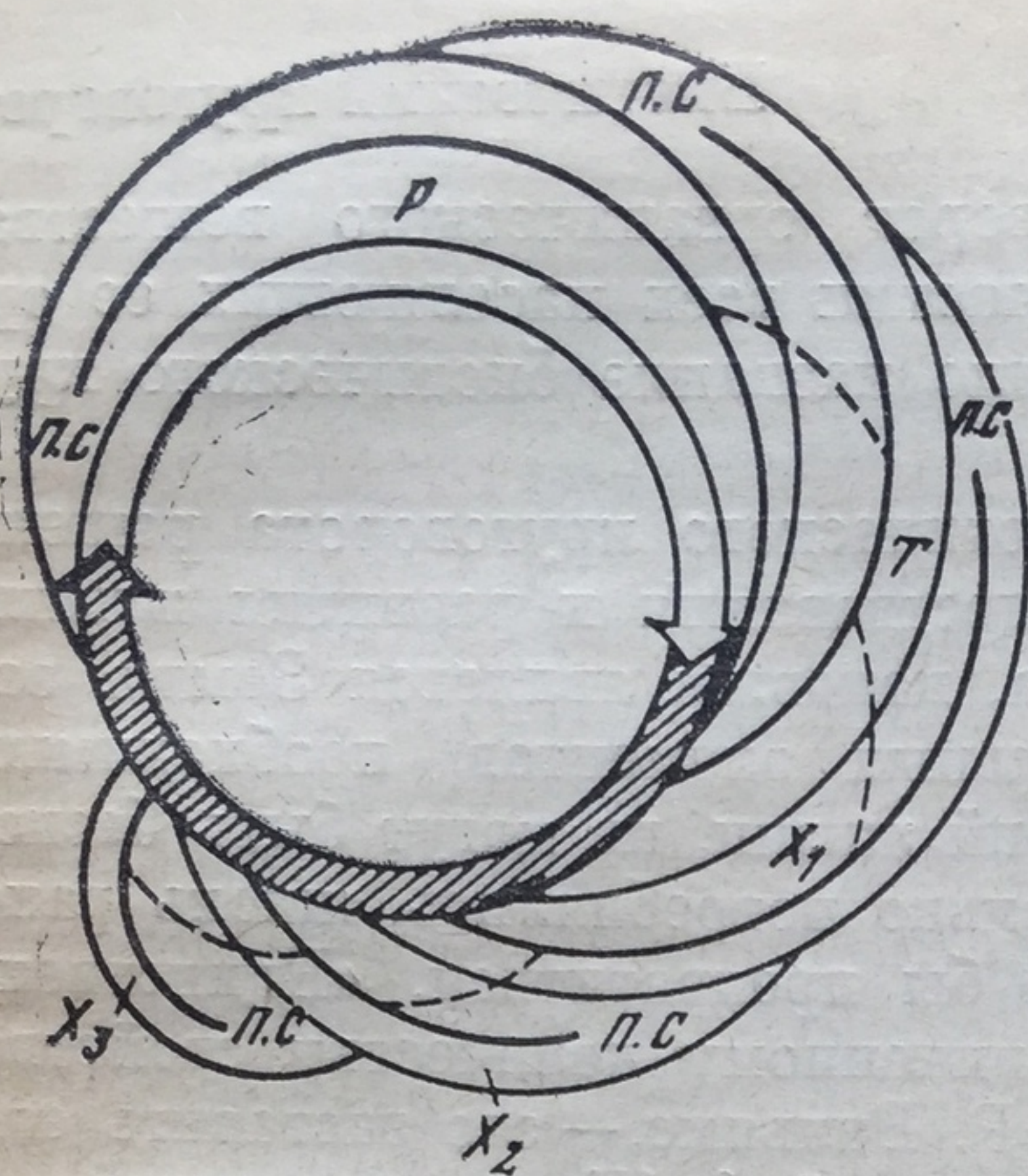


Рис. 22. Основа жизни — взаимодействие одноклеточных продуцентов и деструкторов

Внутреннее белое полукольцо — продуценты, черное полукольцо — деструкторы. На кольце одноклеточных развивается надстройка из многоклеточных: растения ( $P$ ), растительноядные животные ( $T$ ), хищники различных порядков ( $X_1$ ,  $X_2$ ,  $X_3$ ), паразиты и сапрофиты из одноклеточных и вирусы проникают во все этажи надстройки ( $P$ ,  $C$ ); пунктиром представлены связи между сапрофитами и паразитами разных уровней. Организмы всех уровней объединяются в черном полукольце одноклеточных деструкторов

морегуляция биосферы. Два свойства позволяют микроорганизмам играть столь важную роль: возможность сравнительно быстро приспосабливаться к различным условиям и способность использовать в качестве источника углерода и энергии самые различные субстраты. Высшие организмы не обладают такими способностями. Поэтому они могут существовать лишь в качестве своеобразной надстройки на прочном фундаменте одноклеточных (рис. 22).

Согласно В. Р. Вильямсу, солнечная энергия вызывает на Земле два круговорота веществ: большой, или геологический, наиболее ярко проявляющийся в круговороте воды и циркуляции атмосферы, и малый, или биологический. Малый биологический круговорот развивается на основе большого абиотического, используя особенности последнего.

Поверхность Земли получает ежегодно от Солнца около  $5 \times 10^{20}$  ккал лучистой энергии. Примерно половина этой энергии тратится на испарение воды, приводя в движение большой круговорот; на создание органического вещества расходуется всего 0,1—0,2%. Таким образом, энергия биологического круговорота ничтожно мала по сравнению с энергией, расходуемой на абиотические процессы.

Будучи относительно небольшой, энергия, вовлеченная в биотический круговорот, производит весьма значи-



тельную работу. А. А. Ничипорович (1967) оценивает суммарную годовую продукцию фотосинтеза земного шара в 46 млрд. т органического углерода. В соответствии с классическим уравнением фотосинтеза  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$  для производства  $46 \cdot 10^9$  т органического углерода требуется, чтобы ежегодно  $170 \cdot 10^9$  т углекислоты связывались с  $68 \cdot 10^9$  т воды, образуя  $115 \cdot 10^9$  сухого органического вещества и  $123 \cdot 10^9$  т кислорода. При этом усваивается  $44 \cdot 10^{16}$  ккал фотосинтетически активной солнечной радиации.

Однако в процесс фотосинтеза вовлечены не только углекислота и вода. Ежегодно используется около  $6 \cdot 10^9$  т азота, около  $2 \cdot 10^9$  т фосфора и других элементов минерального питания (калий, кальций, магний, сера, железо, медь, марганец, молибден, кобальт и др.). Большое количество воды расходуется на испарение. Поэтому фактический круговорот органического вещества, конечно, отличается от ориентировочной схемы, рассчитанной по уравнению фотосинтеза. Схема, составленная А. А. Ничипоровичем в 1967 г. (рис. 23), дает более точное представление о синтезе и деструкции органического вещества на нашей планете.

Н. И. Базилевич, Л. Е. Родин и Н. Н. Розов приводят данные о первичной продукции органического вещества, вычисленные на основе детального изучения годичной продукции растительной биомассы в различных термических поясах и биоклиматических областях. При таком подсчете суммарная первичная продукция Земли составляет в год 232,5 млрд. т сухого органического вещества, т. е. примерно в два раза больше, чем по расчетам Ничипоровича. Из этой массы годовой продукции на долю континентов приходится 172,5 млрд. т, или 74,2%, на долю мирового океана — 60 млрд. т, или 25,8%. Фитомасса океана, составляющая одну сотую процента от суммарной фитомассы, создает 25,8% всей первичной продукции Земли. Следовательно, механизм продуцирования органического вещества в океане более эффективен, чем на суше. Это объясняется совершенно различной структурой биотического круговорота суши и океана. На суше первичная продукция создается в основном относительно медленно растущими покрытосеменными, в океане — быстро размножающимися планктонными водорослями.



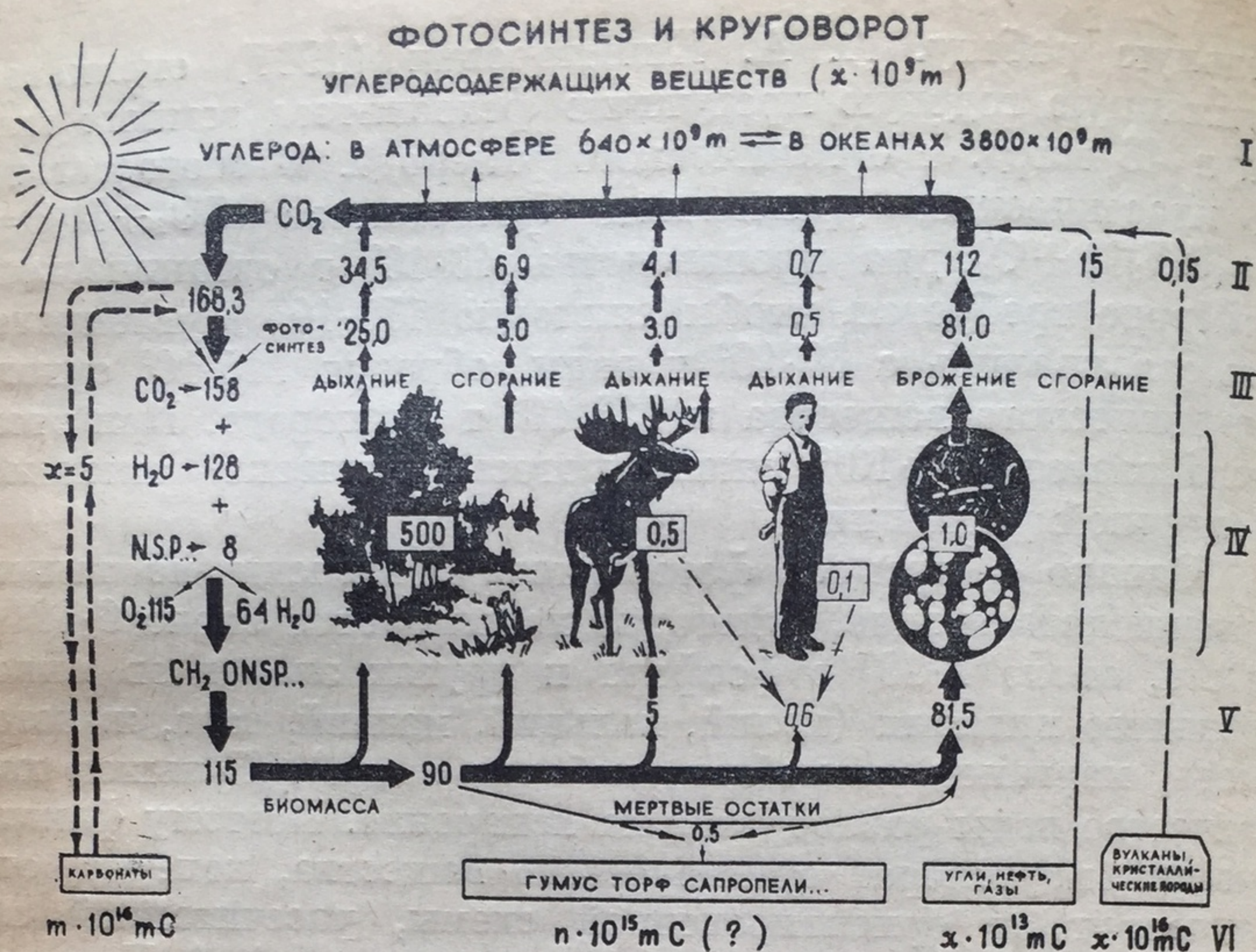


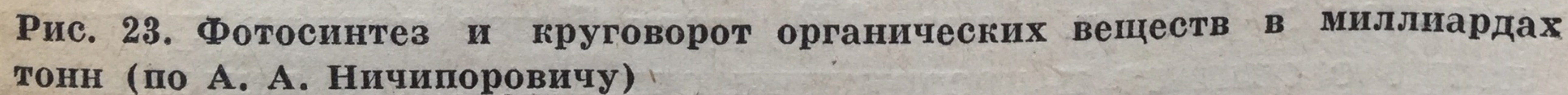
Рис. 23. Фотосинтез и круговорот органических веществ в миллиардах тонн (по А. А. Ничипоровичу)

I — вес углерода в составе углекислоты в атмосфере и гидросфере; II — количество  $\text{CO}_2$ , выделяемое в атмосферу в разных процессах жизнедеятельности; III — количество органических веществ, окисляемых в разных процессах; IV — группы организмов и вес биомассы организмов каждой группы; V — вес пищи и субстратов, потребляемых организмами каждой группы; VI — вес углерода в компонентах литосферы

Из сопоставления биомассы растений ( $2400,2 \cdot 10^9$  т) с величиной ежегодной продукции ( $232,5 \cdot 10^9$  т) следует, что ежегодно возобновляется менее 10% (9,7%) биомассы.

Для сохранения относительной стабильности биотического круговорота приход органического вещества за счет фотосинтеза должен компенсироваться расходом, т. е. потреблением его животными и микроорганизмами. Их работа может быть оценена величиной порядка  $232,5 \cdot 10^9$  т сухого органического вещества. Суммарная биомасса животных и микроорганизмов планеты в сухом весе  $23 \cdot 10^9$  т. Отсюда следует, что наземные организмы (животные, грибы, микроорганизмы) должны ежегодно разрушать массу органического вещества, в десять раз превосходящую их собственный вес.





I — вес углерода в составе углекислоты в атмосфере и гидросфере; II — количество  $\text{CO}_2$ , выделяемое в атмосферу в разных процессах жизнедеятельности; III — количество органических веществ, окисляемых в разных



I  
II  
III  
IV  
V  
VI  
Иначе говоря, растения ежегодно продуцируют органическое вещество, равное 10% от их биомассы, а деструкторы, составляющие 1% от суммарной биомассы организмов планеты, вынуждены перерабатывать массу органического вещества, в десять раз превосходящую по весу их собственную биомассу. Уже при таких сравнительно грубых расчетах обнаруживается исключительная пригнанность главных компонентов биотического круговорота.

Весьма ярким показателем масштабов биотического круговорота могут служить скорости оборота углекислоты, кислорода и воды. Согласно расчетам американского исследователя фотосинтеза Е. Рабиновича (1951), весь кислород атмосферы оборачивается через организмы примерно за 2 тыс. лет, углекислота совершает полный цикл за 300 лет, а вся вода океанов, морей и рек разлагается и восстанавливается в биотическом круговороте за 2 млн. лет.

Следовательно, за время эволюции жизни не только углекислота и кислород, но вся вода прошла через живое вещество планеты не одну тысячу раз!

Сопоставление распределения жизни в океане и на континентах позволяет обнаружить большую неравномерность в развитии жизни в разных условиях. Но и в пределах суши жизнь также распределена крайне неравномерно. В среднем по планете на каждый гектар приходится по 160,9 т растительной биомассы, выраженной в сухом весе, при годовой продукции 11,5 т. Во влажных тропиках эта величина достигает 440,4 т, в тропических пустынях она падает до 7 т. При этом годовая продукция снижается с 29,2 до 2,8 т.

Интенсивность биотического круговорота в разных условиях также весьма неодинакова. В качестве показателя этой интенсивности можно использовать скорость накопления и разложения мертвого органического вещества, образующегося в результате ежегодного опада листьев и отмирания организмов. По данным В. А. Ковды (1971), показатель этой скорости изменяется от величины, превышающей 50 (заболоченные леса с крайне замедленным круговоротом), до 0,1 (влажные тропические леса, где растительные остатки практически не накапливаются). В степях индекс приближается к 1—1,5, в широколиственных лесах он равен 3—4.



Таким образом, биотический круговорот планеты даже в своем грубо количественном выражении представляется сложной системой частных круговоротов — экологических систем, связанных между собой различными формами взаимодействия.

В. И. Вернадский неоднократно говорил об организации жизни в планетарном масштабе. Биологический круговорот, основанный на взаимодействии синтеза и деструкции органического вещества, — одна из самых существенных, если не самая существенная форма этой организации. Только она обеспечивает непрерывность жизни и ее прогрессивное развитие.

В качестве звеньев биотического круговорота выступают особи и виды организмов разных систематических групп от микроорганизмов до высших представителей растительного и животного мира, взаимодействующие между собой непосредственно и косвенно с помощью многочисленных и многосторонних прямых и обратных связей. Таким образом, понятие «жизнь» относится не к отдельным организмам, а ко всей совокупности живых существ, связанных определенными взаимоотношениями.

### Организация биосферы

Организованность биосферы — явление многоплановое. В самом крупном плане биосфера представляет собой единство живого и минеральных элементов, вовлеченных в сферу жизни. Существенная составная часть единства — биотический круговорот, основанный на взаимодействии организмов, создающих и разрушающих органическое вещество.

При более детальном рассмотрении нетрудно обнаружить гетерогенность биотического круговорота, его более древнюю часть, составленную из одноклеточных синтетиков и деструкторов, и относительно позднюю надстройку из многоклеточных организмов.

Еще более внимательный анализ показывает, что биосфера распределена по поверхности Земли неравномерно. В различных природных условиях она сформирована в виде относительно самостоятельных природных комплексов, получивших название экосистем (экологических систем), или биогеоценозов. Понятие «биогеоценоз» введено в науку известным советским ботаником акаде-



миком В. Н. Сукачевым и означает сообщество организмов разных видов (биоценоз), обитающее в определенных природных условиях.

Каждый биогеоценоз, или экосистема, представляет собой своеобразную модель биосферы в миниатюре. Он, как правило, включает фотосинтетиков — хлорофиллоносные растения, создающие органическое вещество, гетеротрофов, живущих на созданной автотрофами органике, деструкторов, разрушающих органическое вещество тел растений и животных до минеральных элементов, а также субстрат с каким-то запасом минеральных элементов.

В зависимости от особенностей субстрата, климата, исторических факторов формирования жизни биогеоценозы могут весьма существенно различаться. Известный американский эколог Е. Одум (1968), говоря об основных экосистемах мира, называет следующие экосистемы: моря, эстуарии и морские побережья, ручьи и реки, озера и пруды, пресноводные болота, пустыни, тундры, травянистые ландшафты, леса.

Каждая из перечисленных Одумом крупных экосистем, характеризующаяся некоторыми специфическими особенностями, в свою очередь распадается на экосистемы, или биогеоценозы, подчиненного порядка. Экосистема леса, естественно, включает биогеоценозы различных лесов — хвойных, лиственных, тропических, каждый из которых отличается своими особыми чертами и прежде всего характерным круговоротом вещества. Точно так же экосистема моря включает в свой состав биогеоценозы открытого океана и биогеоценозы коралловых островов, весьма богатых жизнью.

Один из основателей экологии как самостоятельной науки, известный английский ученый Ч. Элтон (1960), обращает внимание на то, что разные биогеоценозы насыщены жизнью в разной степени. Как правило, бедны разнообразием видов организмов биогеоценозы Крайнего Севера, пустынь, особенно богаты видами биогеоценозы дождевых тропических лесов. Величина первичной продукции органического вещества в биогеоценозах, наиболее богатых жизнью, превосходит продукцию биогеоценозов глубин океана более чем в 50 раз!

Живая часть биогеоценоза — биоценоз — складывается из популяций организмов, принадлежащих к разным видам.



В распределении видов в составе биоценоза обнаруживаются интересные закономерности. Чем меньше вес организма, тем больше численность его особей (Э. Макфедьен, 1965).

Изучение частоты встречаемости представителей разных видов позволяет обнаружить другую важную закономерность: наибольшим распространением отличается сравнительно небольшое число видов. Так, например, по данным Э. Райса (1952), изучившего видовую структуру растительности высокотравной степи Оклахомы, 84% травостоя было занято 9 видами, в то время как на долю остальных 20 видов приходилось всего 16%.

В состав биоценозов входят, с одной стороны, высокоспециализированные виды, способные существовать только в условиях данного биоценоза, с другой — виды с более широким спектром потребностей. При существенных изменениях среды обитания первыми вымирают специализированные виды.

Во многих биоценозах наряду с видами, встречающимися в данном сообществе постоянно, имеются виды, входящие в его состав либо на какой-то стадии развития, либо в течение ограниченного сезона. К первым принадлежат многие водные насекомые, живущие в водоеме на личиночной стадии и покидающие это местообитание во взрослом состоянии, например комары. Ко вторым — мигрирующие птицы, рыбы, некоторые насекомые.

Особи разных видов, входящие в состав биогеоценоза, связаны между собой различными формами связей. Ограниченность пространства, занятого биогеоценозом, ограничивает площадь местообитания отдельных видов. Борьба за расширение местообитания ведется разными средствами вплоть до химических (антибиотики, фитонциды). Весьма важна пищевая связь, питание одних видов другими, а также конкуренция за пищевой объект, включающая различные способы подавления конкурентов. У растений и бактерий пищевая конкуренция включает конкуренцию за питательные соли.

Существенное значение имеют связи типа взаимоотношений цветковых растений и насекомых-опылителей. В этом случае растения также «состязаются между собой» в способах привлечения насекомых, а насекомые — в эффективности сбора пыльцы и нектара. Очень интересны связи между организмами, получившие название сим-



биоза, т. е. сожительства. Целая большая группа растений — лишайники — представляет собой результат сожительства — симбиоза гриба и водоросли. Многие высшие растения находятся в постоянном симбиозе с грибом — микоризой, развивающейся на их корнях. Орхидейные, в частности, вообще не могут расти без гриба-сожителя и заражаются им, уже начиная с семени. Все жуки-дровосеки, личинки которых питаются древесиной, имеют в пищеварительном тракте специальные образования — так называемые симбиоорганы, заполненные микроорганизмами, переваривающими древесину. Способность жвачных животных питаться грубой пищей также взаимосвязана с населением их желудка. Часто встречающиеся у моллюсков, насекомых, ракообразных, глубоководных рыб светящиеся органы имеют двойное происхождение. Орган с весьма специфической структурой развивается у животного, а свечение обеспечивается присутствием в нем симбионтов — светящихся бактерий.

Большую роль играют отношения типа паразит — хозяин. В последнее время открыта принципиально новая форма связей — передача наследственных особенностей от одних видов к другим с помощью бактериофагов и вирусов. Такая форма связи, по-видимому, широко распространена среди бактерий. Какую она играет роль во взаимодействии между другими членами биоценоза, пока еще недостаточно ясно.

Кроме связей непосредственных — пищевых, прямой конкуренции за пищевой субстрат или местообитание — члены биоценоза неизбежно связаны между собой в процессе своей жизнедеятельности. В зимний период в водоемах, покрытых льдом, в итоге деструктивных процессов нередко создается дефицит кислорода. Это отражается на жизнедеятельности всех аэробных организмов. Усиленное развитие микроскопических водорослей при недостатке солей азота и фосфора затрудняет деструкцию органического вещества микроорганизмами и т. п.

Наличие разнообразных связей между организмами приводит к тому, что биогеоценозы приобретают элементы целостности, устойчивости, относительной независимости в развитии. Это проявляется, в частности, в способности противостоять различным внешним воздействиям, т. е. в том, что получило название гомеостаза, или буферности. По-видимому, существует прямая зависимость между



сложностью биоценоза и его способностью противостоять различным внешним влияниям. Ч. Элтон (1960) приводит весьма интересные примеры подобной зависимости:

1. Меньше всего страдает от вселенцев биоценоз тропического леса континентов. Он очень устойчив как по отношению к вселенцам извне, так и в смысле постоянства численности отдельных видов. В тропических лесах не наблюдаются вспышки численности отдельных видов. Размножение потенциальных вредителей сдерживается многочисленными хищниками, паразитами. Численность особей видов невелика.

2. Относительно устойчивы биоценозы лесов умеренных областей. Так, экосистема Уитхэм — Вудс в Англии «допустила» в свой состав всего трех или четырех вселенцев, включая каролинскую белку и европейский вид клена — явор.

3. Животный и растительный мир океанических островов более беден по сравнению с континентами. Межвидовые связи и зависимости, которые можно объединить выражением «биотические связи», выражены слабее. Поэтому фауна и флора океанических островов, при условии свободного обмена организмами, не в состоянии длительно сохранять свой облик, на что в свое время указывал Дарвин. За прошедшие с времен Дарвина годы накопилось огромное количество аналогичных фактов. В Новой Зеландии, например, за сравнительно короткий срок натурализовался 61 вид млекопитающих и птиц. Из этого числа почти 52% переселенцев из Англии, 41% — из Австралии, Азии и Америки и немногим более 6% — из Европы и Полинезии. Эти цифры показывают, что основной фактор вселения — интенсивность связи Новой Зеландии с различными частями земного шара. Будучи в течение длительного времени колонией Англии, Новая Зеландия получила из этой страны и наибольший процент вселенцев. Это указывает на относительную слабость биотических отношений в экосистеме Новой Зеландии, на ее способность включать большое количество видов-вселенцев.

4. Еще более упрощен биоценоз фруктовых садов. Элтон приводит примеры и высказывания выдающихся специалистов, из которых становится очевидной относительно малая устойчивость этих биоценозов против нашествия вредителей и грибных заболеваний. В такого рода сообществах время от времени наблюдаются «волны» размно-



жения отдельных групп вредителей, приносящие огромные убытки.

5. Наконец, наиболее подвержены вредителям такие биоценозы, как поля, засеянные культурными растениями. Только интенсивная борьба, которую постоянно ведет человек с сорняками, вредными насекомыми, грибковыми и бактериальными заболеваниями, позволяет снимать высокий урожай. Без помощи человека упрощенные биоценозы полей, огородов, садов не могли бы существовать сколько-нибудь продолжительное время.

Сложные биоценозы оказываются более устойчивыми не только против вселения отдельных видов, входящих в состав других экосистем, но и по отношению к абиотическим факторам. Сравнительно рыхлые биоценозы Крайнего Севера испытывают более значительные изменения под влиянием похолодания и потепления, чем более устойчивые биоценозы умеренных широт. Биомасса зоопланктона побережья Баренцева моря, например, может уменьшиться в некоторые годы в шесть раз по сравнению со средним значением.

Насыщенные жизнью экосистемы обычно более успешно справляются и с различными токсическими воздействиями по сравнению с системами обедненными. В качестве наглядной иллюстрации можно привести данные автора этой книги (1973) об эффективности разрушения фенола (карболовой кислоты) в модельных экосистемах в зависимости от степени их сложности.

Исследовались следующие модели: 1) бактерии; 2) бактерии и водные растения; 3) бактерии, водные растения, моллюски; 4) бактерии, водные растения, рыбы.

Фенол вводился ежедневно одинаковыми порциями во все модельные биоценозы. Скорее всего он разрушался в моделях 3 и 4, медленнее всего — в модели 1. Хотя разрушать фенол могут только бактерии, процесс этот наиболее успешно шел в модельных биоценозах, содержащих кроме бактерий и другие организмы. Причин к тому несколько. Во-первых, фенол разрушают аэробные бактерии, а растения обогащают среду кислородом. Во-вторых, моллюски и рыбы выделяют со своими экскрементами соединения, содержащие биогенные элементы — фосфор, азот, серу и др., также крайне необходимые для успешной работы бактерий. Наконец, в-третьих, вместе с растениями и животными в экосистему были внесены простейшие,



питающиеся бактериями. Этим самым минеральные элементы, содержащиеся в телах бактерий, получают возможность вновь вступать в оборот, что опять-таки способствует активности бактерий как деструкторов фенола. Ведь если бы существовали только одни бактерии, они быстро поглотили бы все биогенные соли, что привело бы к прекращению или, во всяком случае, замедлению процесса деструкции фенола. Простейшие (инфузории, жгутиконосцы, амёбы и т. п.), поедая бактерий, убыстряют оборот минеральных элементов. Поэтому бактерии могут разрушать фенол при малом их запасе. Подсчет численности различных видов микроскопических простейших, водорослей, микроскопических многоклеточных показал, что чем выше видовое разнообразие, тем энергичнее идет процесс разрушения токсического вещества.

Оказалось, что для успешного разрушения фенола требуется, чтобы биоценоз в течение какого-то времени приспособился к новому фактору. Если вносить фенол сразу большими порциями, биоценоз быстро разрушается, и скорость его распада падает. При постепенном внесении такой же биоценоз оказывается способным разрушать значительно большее количество яда.

Естественные биоценозы отличаются большой самостоятельностью. Одни из них сохраняются в течение длительного времени, другие, наоборот, закономерно изменяются. Так, озера превращаются в болота — идет образование торфа; в конечном итоге на месте озера вырастает лес.

Процесс закономерного изменения биогеоценоза называется сукцессией. В ходе сукцессии, как правило, увеличивается разнообразие входящих в состав биогеоценоза видов организмов, в итоге чего повышается его устойчивость. Экологи говорят: биогеоценоз перешел в состояние климакса. Е. Одум приводит пример сукцессии, прошедшей на месте покинутого фермерского участка в юго-восточной части США. Первые 10 лет здесь господствовала травянистая растительность, затем стал развиваться кустарник; к 25 годам кустарник сменился сосновым лесом, который, в свою очередь, через 100 лет с начала сукцессии уступил место породам деревьев с твердой древесиной. Число видов птиц за это время возросло с 2 до 19, а плотность птичьих пар, приходящихся на 100 акров, увеличилась с 27 до 233. Период сукцессии в этом случае продолжался около 100 лет. Для завершения его на участках с



полным отсутствием почвы (песчаные дюны, вновь образовавшиеся потоки лавы) требуется не менее 1000 лет.

Повышение видового разнообразия в ходе сукцессии обусловлено тем, что каждый новый компонент биогеоценоза открывает новые возможности для вселения. Например, появление деревьев позволяет проникнуть в экосистему видам, живущим в подстилке, на коре, под корой, строящим гнезда на ветвях, в дуплах и т. п.

В период размножения у всех видов организмов появляется большое количество молоди. С каждым циклом размножения эта молодежь «пытается перешагнуть» границы своего биоценоза. В подавляющем большинстве случаев подобные попытки оказываются безуспешными. Биоценоз, особенно на стадии климакса, в силу своей буферности препятствует выживанию вселенцев. Обыкновенный одуванчик не способен проникнуть в биоценоз сомкнутого дерна диких злаков, его туда «не пускают».

Как уже говорилось, каждый биогеоценоз представляет собой своеобразную целостность. В ходе естественного отбора в его составе неизбежно сохраняются лишь те виды организмов, которые могут наиболее успешно размножаться именно в данном сообществе.

Исторический процесс формирования биогеоценозов — процесс длительный. Его существенная сторона — соревнование между разными биогеоценозами за место под Солнцем. Степь «стремится» занять место леса, лес — место степи и т. п. В этом соревновании, естественно, в конце концов, сохраняются лишь наиболее интегрированные биогеоценозы, т. е. биогеоценозы, характеризующиеся наиболее полным разделением труда между своими членами, а следовательно, и более богатые внутренними биотическими связями.

Так как каждый биогеоценоз включает все основные экологические группы организмов, он по своим потенциям равен биосфере. Это своего рода первичная ячейка эволюции. Биотический круговорот в пределах биогеоценоза — основа длительного его существования — своеобразная модель биотического круговорота Земли. В силу этих особенностей каждый биогеоценоз в ходе эволюции способен в принципе распространяться по всей Земле. Этого не происходит лишь потому, что аналогичные потенции в большей или меньшей степени свойственны всем биогеоценозам.



Устойчивость биосферы в целом, ее способность эволюировать, в значительной мере определяется тем, что она представляет собой систему относительно независимых биогеоценозов. Ведь взаимосвязи между биогеоценозами в основном ограничиваются связями посредством неживых компонентов биосферы: газов атмосферы, минеральных солей, воды.

Анализ структуры биосферы не заканчивается на биогеоценозах. Они, в свою очередь, состоят из популяций разнообразных видов, т. е. из качественно своеобразных форм организации живой материи, каждая из которых ведет свое начало от общего предка. В биогеоценозе, таким образом, существуют популяции видов с разной историей; основа биогеоценоза полифилетична.

Следовательно, биосфера представляет собой иерархически построенное единство, включающее следующие уровни жизни: особь, популяция, биоценоз, биогеоценоз. Каждый из перечисленных уровней обладает относительной независимостью, что только и обеспечивает возможность эволюции всей большой макросистемы.

Эволюирующая единица — видовая популяция. Однако эволюирует она только как часть биогеоценоза, составляющего, в свою очередь, интегральную часть биосферы.

В организации биосферы как системы биогеоценозов снова находит свое выражение общий принцип формирования сложного из относительно простого:

1. Имеется масса специфических компонентов — популяции отдельных видов.

2. Различные виды организмов не только способны образовывать связи друг с другом, они уже не могут существовать без этих связей.

3. Связи между организмами обеспечиваются в основном одним источником энергии — солнечным излучением. Каждый биогеоценоз — своеобразный трансформатор солнечной энергии в энергию биосинтезов.

4. Принцип разделения труда, достаточно хорошо выраженный в биогеоценозах, придает им черты целостности, относительной независимости существования и, как следствие этого, большой устойчивости.

5. Относительная независимость биоценозов друг от друга при условии конкуренции между ними за местообитание, вещество и энергию создает оптимальные условия для эволюции всей биосферы.

Биосфе  
тов ор  
терии.  
наших  
процес  
рожден  
предста  
стемы  
ются ж  
Ф. Э  
мообно  
питани  
Изв  
личие  
весии  
в равн  
гии по  
конами  
условия  
устойчи  
ни одно  
стояние  
1 Маркс  
2 Бауэр  
с. 43—



## СУБСТРАТ ЖИЗНИ

Чтобы открыть подлинную специфичность жизненных явлений, необходимо глубже анализировать три основные особенности жизни: обмен веществ, смену энергии и форму системы.

Н. К. Кольцов

Биосфера, включающая в качестве важнейших компонентов организмы, возникла в итоге длительной эволюции материи. Она прошла длинный путь развития от архея до наших дней и предстает как совокупность грандиозных процессов синтеза и деструкции органического вещества, рождения, развития и смерти особей. Что же, однако, представляет собой эволюирующий субстрат жизни, те системы сложных химических соединений, которые называются живыми организмами?

Ф. Энгельс характеризовал живое как постоянное самообновление, непрерывное превращение частей, смену питания и выделения<sup>1</sup>.

Известный советский биолог Э. С. Бауэр основное отличие живого от неживого видел в устойчивом неравновесии живых систем: «живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянно работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях... Мы обозначим этот принцип как «принцип устойчивого неравновесия» живых систем... мы не знаем ни одной неживой системы, у которой неравновесное состояние обладало бы признаками устойчивости»<sup>2</sup>. И да-

<sup>1</sup> Маркс К., Энгельс Ф. Соч., т. 20, с. 82—84.

<sup>2</sup> Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.—Л.: Изд-во ВИЭМ, 1935, с. 43—44.



лее: «Структуры живых систем не являются равновесными... следовательно, для сохранения их, т. е. условий системы, необходимо их постоянно возобновлять, т. е. постоянно затрачивать работу»<sup>3</sup>.

Принцип устойчивого неравновесия можно распространить и на более высокие уровни организации живого. Ведь и на уровне организмов жизнь осуществляется в результате постоянной смены особей — гибели одних, рождения других. По-видимому, главное отличие биотического круговорота от любого другого, в частности, от круговорота воды, как раз и заключается в том, что он происходит на всех уровнях в итоге устойчивого взаимодействия противоположных процессов: синтеза и деструкции молекул, рождения и гибели особей, появления и отмирания видов. Одним словом, «жизнь может быть только там, где есть вместе и синтез, и органическое разрушение»<sup>4</sup>.

Таким образом, и в основе большой системы, которую мы называем жизнью, и в основе ее звеньев — организмов — лежит один и тот же принцип — единство противоположных процессов синтеза и деструкции.

Изучение жизнедеятельности на молекулярном и субмолекулярном уровнях позволяет сделать еще один шаг для выяснения сущности жизни. С энергетической субмолекулярной точки зрения биотический круговорот, или, как его называет известный венгерский биохимик А. Сент-Дьердьи, энергетический цикл жизни, «состоит в том, что электроны сначала поднимаются на более высокий энергетический уровень фотонами, а затем в живых системах падают обратно на свой основной уровень, отдавая при этом порциями свою избыточную энергию, которая приводит в действие всю машину жизни»<sup>5</sup>. Жизнь с этой точки зрения представляется как упорядоченный непрерывный поток электронов, вызванный излучением Солнца.

Жизнедеятельность организмов, в свою очередь, имеет в основе сложную систему окислительных и восстановительных реакций, также сопровождающихся переносом электронов.

<sup>3</sup> Там же, с. 55.

<sup>4</sup> Бернар К. Курс общей физиологии. СПб.: Изд-во Билибина, 1878, с. 110.

<sup>5</sup> Сент-Дьердьи А. Введение в субмолекулярную биологию, М.: Наука, 1964, с. 30.



Закономерный поток электронов, вызванный излучением Солнца, — жизнь — происходит, следовательно, в итоге их строго упорядоченного перемещения в малых системах — организмах, клетках, частях клеток (особенно в митохондриях). Поэтому жизнь может осуществляться лишь посредством веществ, способных воспринимать фотоны, переводить их энергию в энергию электронного возбуждения с относительно длительным временем возбуждения (функции восприятия энергии). Эта энергия должна превратиться в энергию химических связей (функция аккумуляции энергии). Затем ее следует передать по пищевой цепи от фотоавтотрофов через гетеротрофов к деструкторам (функция связи и транспорта энергии). При этом жизненный субстрат должен воспроизводить свою структуру вопреки постоянным химическим превращениям, мутациям и гибели особей (функция наследственности). Такими функциями обладает система из асимметрично построенных биополимеров — белков и нуклеиновых кислот. В этой системе сложные белки обеспечивают все функции жизни, за исключением воспроизведения.

Способность к воспроизведению имеет особенно большое значение, тем более, что осуществляется она с помощью механизмов, не встречающихся в неживой природе. В основе воспроизведения лежит синтез белка, протекающий в клетках при посредстве нуклеиновых кислот.

### Клетка

Современное представление о клетке имеет длительную историю, тесно связанную с усовершенствованием микроскопической техники, позволившей обнаружить тонкие структуры в образованиях, ранее считавшихся бесструктурными (рис. 24, 25).

В настоящее время клетка рассматривается как сложная система. Ее главные компоненты — цитоплазма и ядро. Ядро содержит хромосомы, ядрышко, ядерный сок. Оно отграничено от цитоплазмы двухслойной пористой мембраной. Цитоплазма включает основное вещество, систему мембран, митохондрии, рибосомы и некоторые другие менее постоянные органоиды (рис. 26).

Химический состав клетки сложен. Помимо воды, количество которой нередко превышает 70% веса, и ионов минеральных солей в ней содержатся белки, нуклеиновые



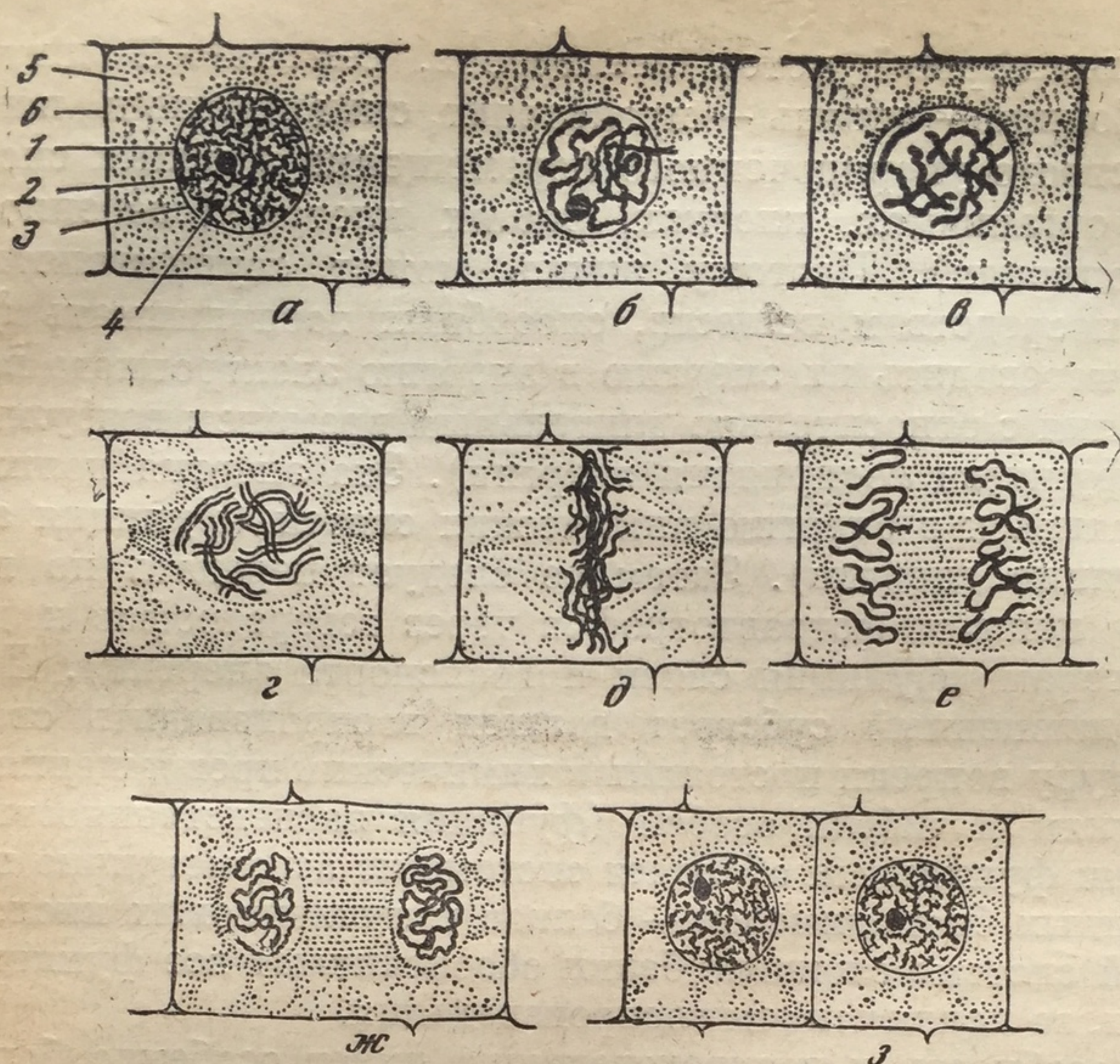


Рис. 24. Схема деления клетки (митоз)

*а* — покоящаяся клетка: 1 — ядро, 2 — ядрышко, 3 — ядерная оболочка, 4 — хроматин в виде тонкой сети, 5 — цитоплазма, 6 — оболочка клетки; б — хроматин собирается в длинную нить; в — хроматиновая нить распадается на отдельные хромосомы, ядрышко исчезает; г — каждая хромосома продольно расщепляется на две; д — расщепившиеся хромосомы располагаются по экватору клетки (ядерная оболочка исчезает, происходит образование веретена деления с двумя полюсами); е — половинки хромосом расходятся к разным полюсам; ж — происходит образование дочерних ядер; з — две новые клетки такого же строения, как *а*

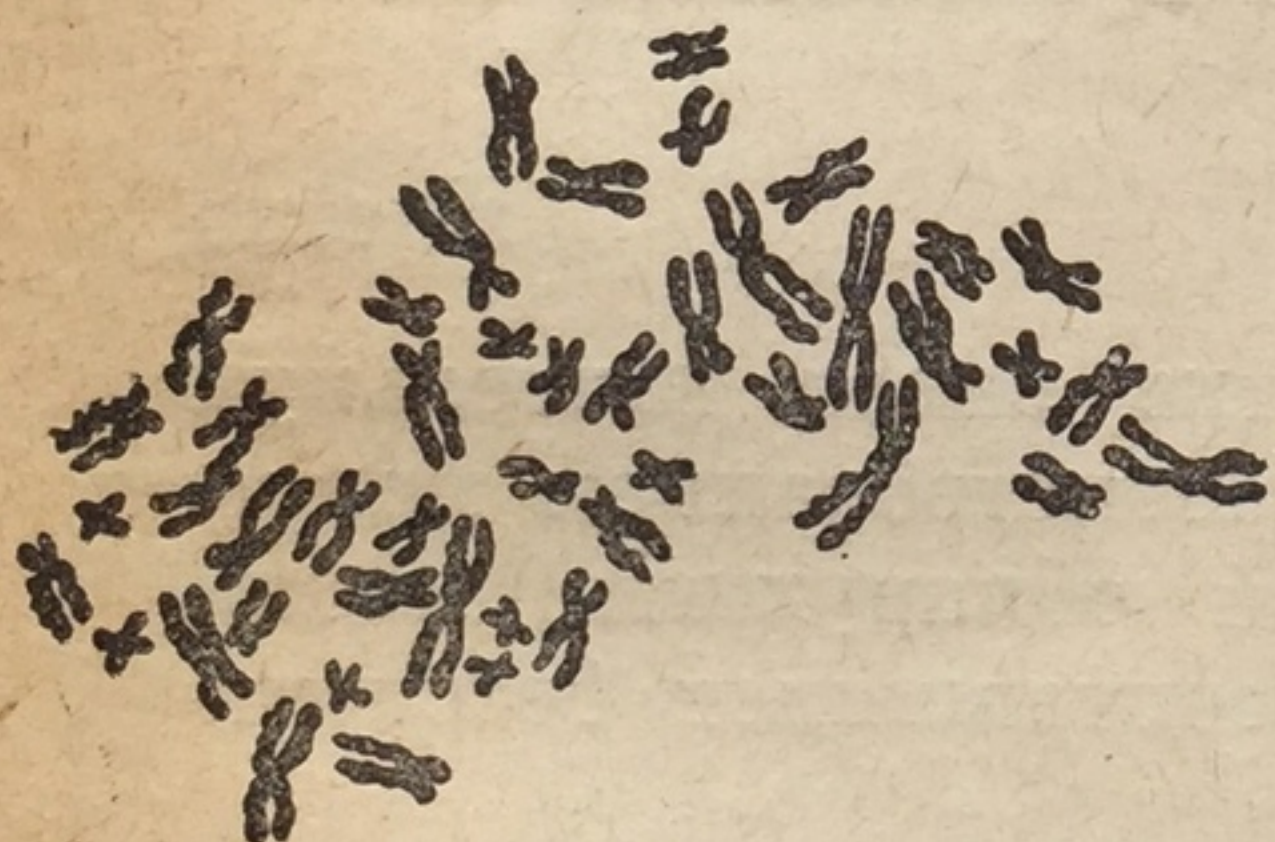


Рис. 25. Хромосомы человека

Сверху хромосомный набор мужчины, как он виден в делящейся клетке, внизу те же хромосомы расположены в определенном порядке. Последняя пара — половые хромосомы. У мужчин они не одинаковы ( $X+Y$ ), у женщин одинаковы ( $X+X$ ).

Рис. 26. Схема строе-  
ских исследований  
1 — обобщение

1 — оболочка клетки, 5 — цитоплазматическая сеть.

кислоты, жироподобные вещества, ряд других органических соединений. По отношению к биополимерам для биополимеров выступают в роли катализаторов и ингибиторов участвующих в реакциях (рис. 27, 28).



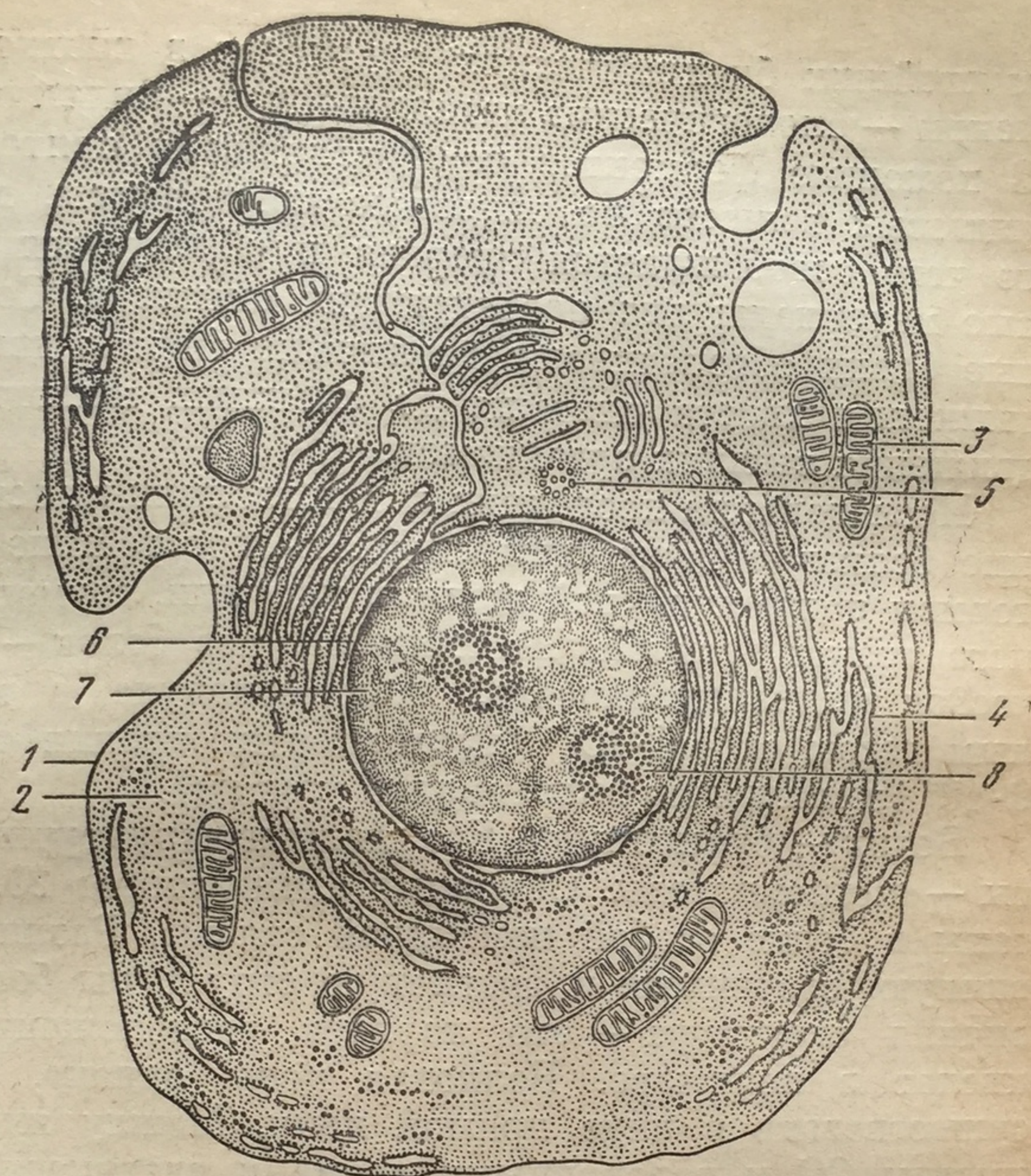


Рис. 26. Схема строения клетки, основанная на электронно-микроскопических исследованиях

1 — оболочка клетки, 2 — цитоплазма, 3 — митохондрии, 4 — эндоплазматическая сеть, 5 — центросома, 6 — оболочка ядра, 7 — ядро, 8 — ядрышко

кислоты, жироподобные вещества (липиды), углеводы и ряд других органических соединений меньшего молекулярного веса. Последние служат строительным материалом для биополимеров (аминокислоты, нуклеотиды), аккумулятором энергии (аденозинтрифосфат — АТФ) или выступают в роли биологически активных соединений, участвующих в регулировании биосинтетических процессов (рис. 27, 28).

Белки — соединения, принимающие непосредственное участие в обмене веществ. Все основные структуры на клеточном уровне и на уровне целого многоклеточного организма создаются за счет белков. Белки обеспечивают отграничение организма от среды, а также разграничение



важнейших биохимических процессов в клетке. Все ферменты — биологические катализаторы — являются белками. С помощью ферментов осуществляются синтезы, распад пищевых веществ на основные компоненты, в результате чего освобождается энергия и образуются строительные материалы для последующих синтезов. Сократительные белки обеспечивают различные формы движения, от движения хвоста спермия до сложных мышечных форм движения высших организмов.

Исследования последних лет позволили выяснить строение белков и даже синтезировать простейшие из них — гормон поджелудочной железы инсулин, гормон желудочного тракта гастрин. Выяснилось, что белок — это химическая индивидуальность, макромолекула с молекулярным весом от  $4,5 \cdot 10^3$  (адренокортикотропин свиньи) до  $9 \cdot 10^6$  (гемоцианин виноградной улитки).

Белок — биополимер. Его главные структурные элементы — аминокислоты. Основных аминокислот 20. Они связаны в белке особой пептидной связью. Различают первичную, вторичную и третичную структуры белков. Первичная структура — это порядок расположения аминокислот в полимере. Белковая цепь, однако, не может существовать в виде прямой цепи. Между кислородами группы СО и водородными атомами следующих друг за другом аминокислотных остатков возникают дополнительные водородные связи, что приводит к сворачиванию цепи в спираль. Такова вторичная структура белка (рис. 29). Белковая спираль, в свою очередь, складывается в клубок, образуя третичную структуру с весьма характерной поверхностью. Специфичность белковой молекулы зависит от всех трех уровней структуры, в частности ферментативная активность белка обусловлена особенностями третичной структуры. Иногда несколько аналогичных или сходных молекул белка объединяются в единицу еще более высокого порядка — возникает четвертичная структура. Так, в молекуле дыхательного пигмента крови — гемоглобина — в единый комплекс объединены две молекулы  $\alpha$ -гемоглобина с двумя молекулами  $\beta$ -гемоглобина. Определяющей является первичная структура белка, т. е. последовательность аминокислот в биополимере. Синтезируются белки в рибосомах — цитоплазматических гранулах.

Другая группа соединений — нуклеиновые кислоты. Это сравнительно просто устроенные биополимеры. Струк-

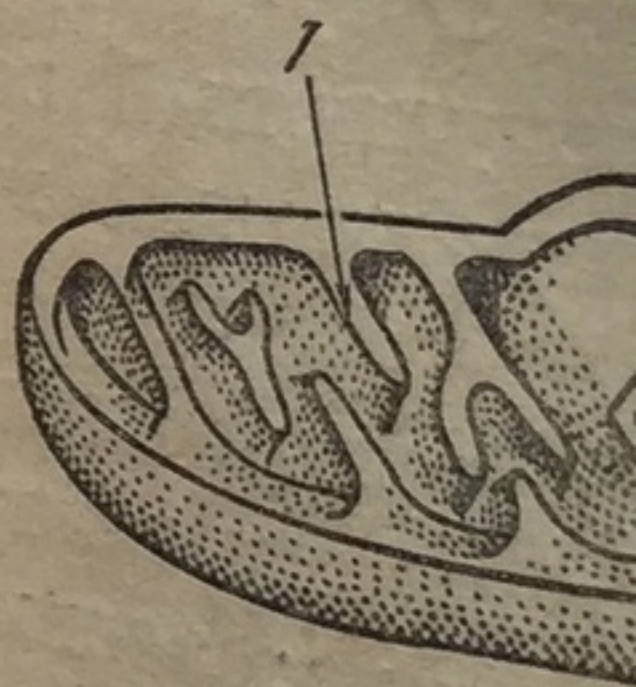


Рис. 28. Интенсивно исходит в митохондриях, похожих на костью сосуд с стенками. Стенка митохондрии из двойной мембраны, из которой мембраны заходят образуя кристы (1)

Рис. 29. Вторичная структура белка. Винтовая спираль («ступенями») служит для стабилизации молекулы водородными связями (горизонтальные линии)

4 М. М. Камшилов





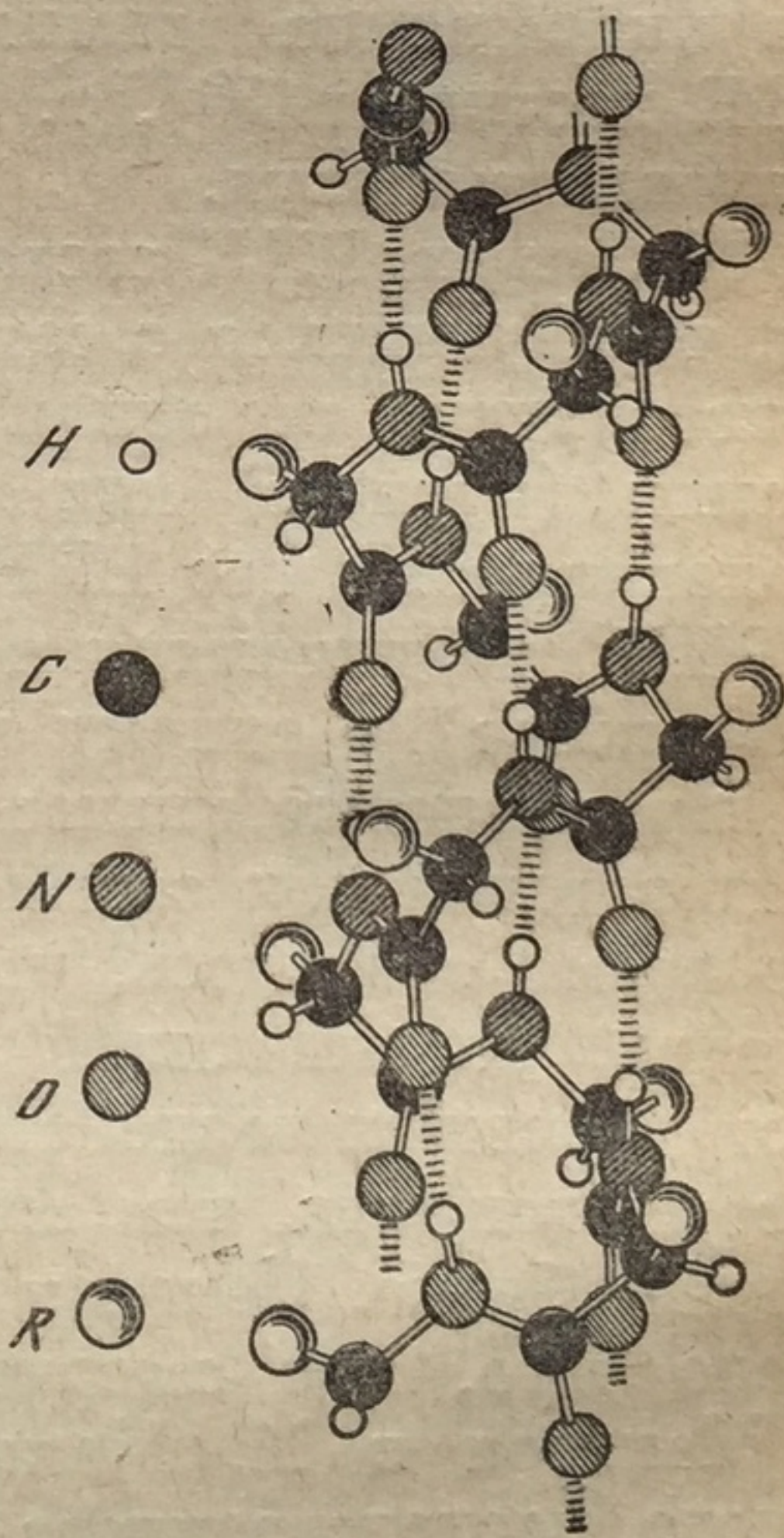
Рис. 27. Аденозинтрифосфат (АТФ) — аккумулятор энергии в клетках животных и растений

АТФ образуется в митохондриях (1) и в хлоропластах (2), обеспечивает энергией мышечное сокращение (3), синтез белка (4), движение веществ против градиента осмотического давления (5), передачу нервных импульсов (6). Образующийся при этом «разряженный» аденозиндифосфат (АДФ) вновь «заряжается» за счет солнечной энергии или энергии, заключенной в пище



Рис. 28. Интенсивный синтез АТФ происходит в митохондриях — органоидах клетки, похожих на наполненный жидкостью сосуд с заходящими внутрь стенками. Стенка митохондрии состоит из двойной мембраны: складки внутренней мембраны заходят внутрь сосуда, образуя кристы (1)

Рис. 29. Вторичная структура белка напоминает винтовую лестницу, в которой «ступенями» служат остатки аминокислот; спираль стабилизирована водородными связями (горизонтальные черточки)





турная единица полимерной цепи нуклеиновой кислоты — нуклеотид — соединение азотистого основания, сахара и остатка фосфорной кислоты (рис. 30). Различают два основных класса нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и рибонуклеиновая кислота (РНК). ДНК имеется у всех организмов; лишь у некоторых растительных вирусов ее функции выполняет РНК.

ДНК состоит из цепи чередующихся остатков фосфорной кислоты и сахара дезоксирибозы. К сахару присоединены в разной последовательности по одному из четырех

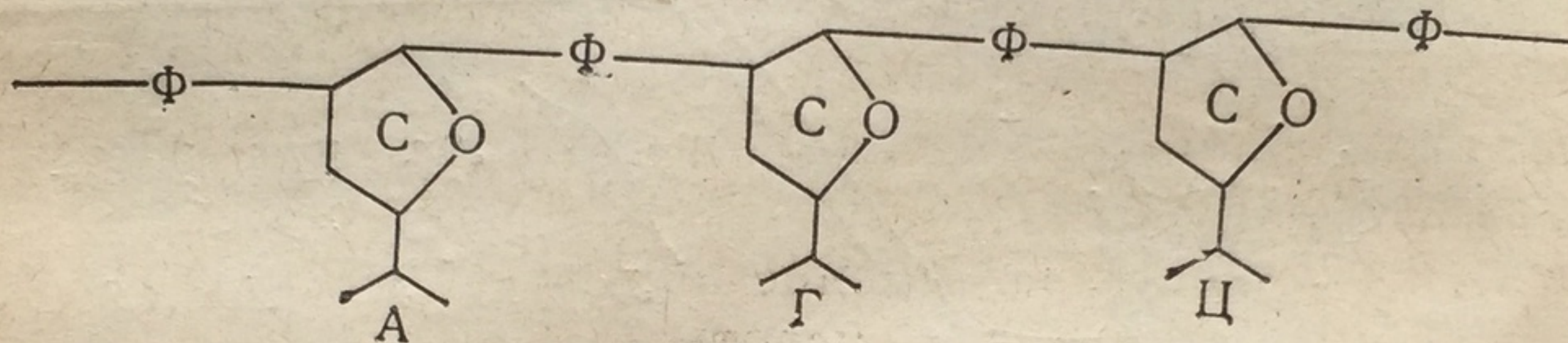


Рис. 30. Строение нити нуклеиновой кислоты

Остаток фосфорной (Ф) кислоты, сахар (С), азотистые основания: А — аденин, Г — гуанин, Ц — цитозин

азотистых оснований — два пурина (аденин и гуанин) и два пиримидина (тимин и цитозин). Молекулярный вес ДНК достигает  $10^7$ , т. е. превосходит молекулярный вес белковых молекул.

Молекула РНК состоит из остатков фосфорной кислоты, чередующихся с сахаром рибозой. К каждому сахару присоединено по одному азотистому основанию: аденин, гуанин (пурины) или урацил, цитозин (пиримидины). Молекулярный вес РНК  $6 \cdot 10^5$ — $10^6$ . Следовательно, ДНК и РНК различаются по составу сахаров (дезоксирибоза или рибоза) и одному пиримидину (тимин или урацил).

Нуклеиновые кислоты давно привлекали внимание исследователей как составная часть хромосом. Однако долгое время считалось, что они представляют собой скорее футляр, защищающий белковую основу хромосомы от деструктивных воздействий со стороны окружающих хромосому веществ, чем аппарат, обеспечивающий воспроизведение белка. Перелом в воззрениях произошел в 1944 г. после того, как американские исследователи О. Эвери, С. Маклеод и М. Маккарти наблюдали трансформацию одного наследственного типа возбудителей пневмонии — пневмококка — в другой наследственный тип под влияни-



оты —  
ара и  
два ос-  
лейно-  
РНК).  
ых ра-  
осфор-  
соеди-  
етырех

ем препарата ДНК, выделенного из второго типа. Было обнаружено, что ДНК обладает свойством передавать наследственные особенности от одних клеток другим.

Развитие техники электронной микроскопии позволило получить новые замечательные факты. Оказалось, что частицы фага, заражая бактерии, вводят в них только нуклеиновую кислоту; белковая оболочка бактериофага остается вне бактерии и в размножении частиц фага роли не играет. Нуклеиновая кислота фага перестраивает весь метаболизм бактериальной клетки, превращая его в механизм репродукции новых частиц фага. Эти факты, а также многие другие, аналогичные им, показывают, что высокополимеризованные нуклеиновые кислоты обладают способностью навязывать клетке специфический ход синтетических процессов.

нования:

Все большее подтверждение получает гипотеза, согласно которой нуклеиновые кислоты — вещества, в которых посредством чередования четырех азотистых оснований записана основная программа биосинтезов. Особая роль принадлежит ДНК, первоначально обнаруженной в хромосомах высших организмов.

нин) и  
ый вес  
ый вес

Если проследить за изменением сложности ДНК в ряду, начинающемся с вирусов и оканчивающемся человеком, выявляются весьма интересные закономерности. По расчетам Дж. Дрейка (1969) один из самых мелких бактериофагов — фаг лямбда — имеет  $4,8 \cdot 10^4$  пар нуклеотидов; у несколько более сложного бактериофага Т-4 их число уже  $1,8 \cdot 10^5$ ; бактерия кишечной палочки имеет  $4,5 \cdot 10^6$  пар нуклеотидов; плесневый грибок невростора —  $4,5 \cdot 10^7$ ; мушка дрозофила —  $2,0 \cdot 10^8$ ; человек —  $2,0 \cdot 10^9$ . Длина всех цепочек ДНК из одной клетки человека около 3 м.

кисло-  
сахару  
аденин,  
идины).  
о, ДНК  
прибоза  
рацил).  
ние ис-  
ко дол-  
скорее  
омы от  
их хро-  
спроиз-  
1944 г.  
Эвери,  
рмацию  
онии —  
влиани-

В 1953 г. английские ученые Д. Уотсон и Ф. Крик, изучив строение ДНК с помощью рентгеноструктурного анализа, показали, что это вещество встречается в виде двух спаренных нитей, закрученных в форме спирали (рис. 31). Нити соединены между собой водородными связями, связывающими попарно каждый пурин одной цепи с пиримидином другой. Аденин всегда связан с тиминном, а гуанин с цитозином, поэтому сумма пуринов ДНК равна сумме пиримидинов. Спираль Уотсона и Крика закручена вправо. Это зависит от свойств дезоксирибозы, имеющей асимметрическую правую структуру.



В соответствии с современными представлениями воспроизведение (репликация) ДНК осуществляется следующим образом. Витки спирали ДНК расходятся, каждый пурин притягивает из среды нуклеотид с парным к данному пурину пиримидином, каждый пиримидин притягивает соответствующий пурин. Затем присоединенные нуклеотиды объединяются в дочернюю цепь, комплементарную по отношению к материнской (т. е. в которой на месте пуринов материнской цепи стоят парные с ними пиримидины, а на месте пиримидинов — парные пурины). Процесс осуществляется с помощью особого фермента ДНК — полимеразы. Так как другая материнская нить также реплицирует комплементарную дочернюю, то в итоге образуются две дочерние нити, тождественные с материнскими. Специфическое чередование азотистых соединений, в которых закодирована специфика биосинтезов, при этом сохраняется (рис. 32).

ДНК имеет две основные функции: сохранение и передача по наследству генетической информации, т. е. функцию филогенетической памяти, осуществляемую посредством репликации дочерних нитей;

придание специфичности синтезу клеточных белков с помощью процессов, получивших название транскрипции и трансляции.

Наиболее интересна роль ДНК как кода, определяющего специфику белковых синтезов. Мысль о том, что в структуре ДНК закодирован способ синтеза белков, перво-

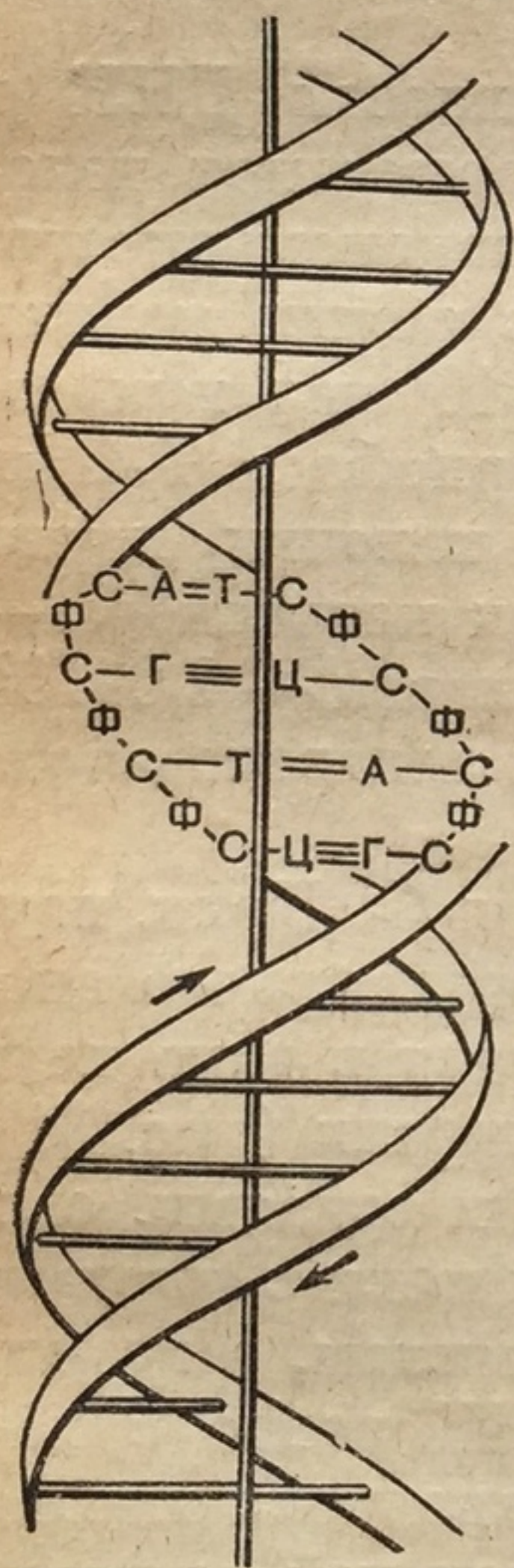


Рис. 31. Схема строения ДНК из двух спирально закрученных полинуклеотидов (по Уотсону и Крику)

Спирально закрученные ленты — скелет молекулы, состоящей из остатков фосфорной кислоты (Ф) и сахара дезоксирибозы (С); перекладины между лентами — пары азотистых оснований, связанных водородными связями; А, Т, Г, Ц — азотистые основания. Вертикальный стержень — ось симметрии

Рис. 32. Схема превраще

а — синтез дочерних нитей посредством фермента ДНК полимеразы, комплементарных нитей ДНК и паре нуклеотидов

т. е. триплет. Число тельно превышает чи В 1961 г. америка Дж. Маттеи, работав тидами известного с дить эту гипотезу, н тистых оснований соо ты. Оказалось, что т аминокислота фенила всех 20 аминокислот. те подтверждающее тезах.

В дальнейших иссл тересная закономернос мы от бактерий и сини ны, до млекопитающих с другой, пользуются



начально была высказана в 1954 г. американским физиком Г. Гамовым. Белки построены из 20 аминокислот; ДНК содержит четыре азотистых основания. Каждой аминокислоте отвечает определенное сочетание азотистых оснований. По-видимому, каждой аминокислоте не может соответствовать сочетание из двух азотистых оснований. Число возможных сочетаний из четырех по два в этом случае составило бы всего 16, т. е. меньше количества основных аминокислот. Минимальное число сочетаний — три из четырех,

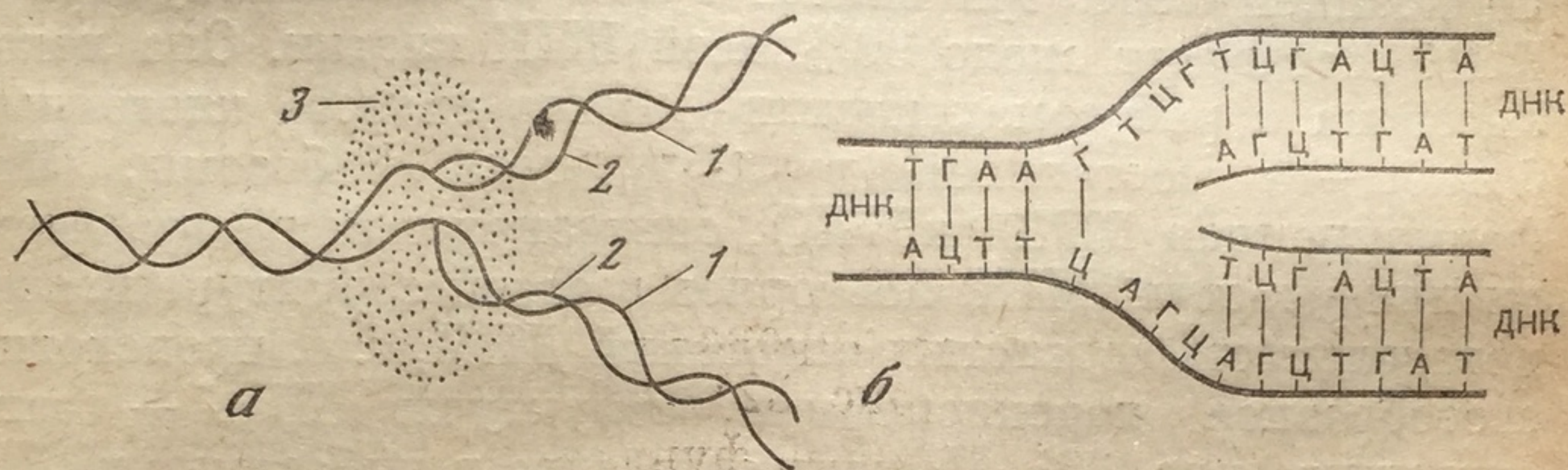


Рис. 32. Схема превращений ДНК

а — синтез дочерних нитей ДНК (2) на основе материнских нитей (1) при посредстве фермента ДНК — полимеразы (3); б — образование комплементарных нитей ДНК путем присоединения нуклеотидов, дополнительных к паре нуклеотидов (репликация)

т. е. триплет. Число возможных комбинаций (64) значительно превышает число аминокислот.

В 1961 г. американским биохимикам М. Ниренбергу и Дж. Маттеи, работавшим с синтетическими полинуклеотидами известного строения, удалось не только подтвердить эту гипотезу, но и выяснить, каким триплетам азотистых оснований соответствуют те или иные аминокислоты. Оказалось, что триплету из трех урацилов отвечает аминокислота фенилаланин. В последних работах Ниренберга и других исследователей выяснен триплетный код всех 20 аминокислот. Это очень важное открытие, блестяще подтверждающее гипотезу роли ДНК в белковых синтезах.

В дальнейших исследованиях выявилась еще более интересная закономерность. Обнаружилось, что все организмы от бактерий и синезеленых водорослей, с одной стороны, до млекопитающих и высших цветковых растений — с другой, пользуются одним и тем же нуклеотидным ко-



дом. Единство жизненного субстрата всех населяющих Землю организмов стало очевидным фактом.

Превращение закодированной в ДНК информации в совокупность биохимических процессов осуществляется с помощью другого класса нуклеиновых кислот — РНК. В противоположность ДНК, количество которой в клетке отличается замечательным постоянством, содержание РНК сильно варьирует в зависимости от характера клеточного обмена, особенностей питания и т. п. Различают, по крайней мере, три класса РНК. Высокомолекулярная РНК составляет около 90% всей РНК клетки. Она локализована в рибосомах клетки — месте синтеза клеточных белков — и составляет до 60% тела рибосомы. Информационная РНК (иРНК), синтезируемая в ядре клетки при участии ДНК, повторяет в своей структуре последовательность азотистых оснований ДНК, т. е. происходит своеобразное переписывание структуры ДНК — транскрипция (рис. 33). Поступая из ядра в рибосомы, иРНК передает в эти фабрики белка информацию о характере синтезов. Содержание иРНК в клетке невелико — 1—2% клеточной РНК. Последний тип РНК — растворимая, или транспортная, РНК (тРНК). Это — сравнительно низкомолекулярная нуклеиновая кислота (молекулярный вес около 25 000). Ее роль — присоединение и перенос отдельных аминокислот к месту синтеза белка в рибосомах.

Аминокислоты в клетке связаны с полинуклеотидными цепочками тРНК таким образом, что каждой аминокислоте соответствует своя цепочка тРНК. Следовательно, в клетке имеется, по крайней мере, 20 различных типов тРНК. Присоединение аминокислот к полинуклеотидной цепочке тРНК осуществляется в несколько этапов. Сначала аминокислота активизируется путем реакции с АТФ и ферментом. В итоге образуется комплекс АМФ — аминокислота и отщепляющаяся от АТФ пироглутаровая кислота. Затем активизированная аминокислота под влиянием фермента присоединяется к тРНК. Цепочка из аминокислоты и тРНК направляется к рибосоме, «узнает» соответствующий ей триплет азотистых оснований в нити тРНК и присоединяется к нему. Таким путем аминокислота оказывается на должном месте. Затем аминокислоты объединяются в полипептидную нить. Происходит перевод (трансляция) информации с языка, записанного при помощи чередований азотистых оснований в иРНК, на язык аминокислотной

последовательность  
делает специфичной  
дает специфичность  
Обсужда  
в 1927 г. при  
венция слож  
аминокислот  
последователь  
Новые моле

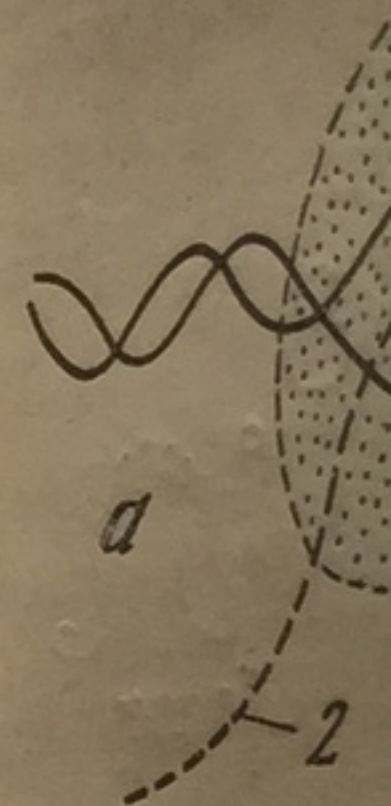


Рис. 33. Схема си

а — синтез инфор  
мации фермента Р  
присоединения д

штамповаться  
шие исследова  
Действител  
ричному прин  
ДНК. Последов  
обуславливает  
различных кла  
терминирует п  
ков в синтезир  
чивает упорядо  
специфичность  
рость синтеза.  
один из основа  
стране, В. А. Э  
ной, принципиал  
выступает специ

В последнее время  
которых случаях  
крипция, т. е. ДНК



последовательности (рис. 34). Таким образом, ДНК определяет специфичность РНК, которая в свою очередь придает специфичность белковым синтезам<sup>6</sup>.

Обсуждая проблему синтеза белка, Н. К. Кольцов в 1927 г. пришел к выводу о малой вероятности возникновения сложных белковых молекул, содержащих тысячи аминокислотных остатков, расположенных в определенной последовательности, путем обычных химических реакций. Новые молекулы белка должны, по мнению Кольцова,

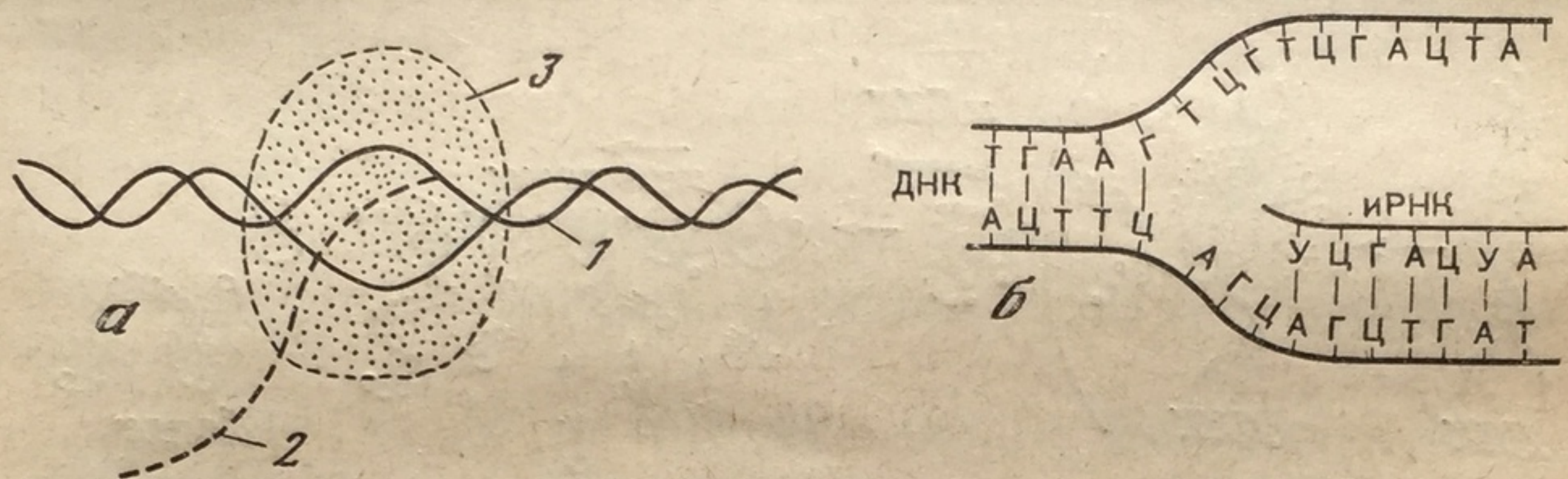


Рис. 33. Схема синтеза РНК

а — синтез информационной РНК (2) на основе нити ДНК (1) при помощи фермента РНК-полимеразы (3); б — образование нити иРНК путем присоединения дополнительных к паре нуклеотидов (транскрипция)

штамповаться на каком-то шаблоне, на матрице. Новейшие исследования полностью подтвердили идею Кольцова.

Действительно, синтез белка осуществляется по матричному принципу. В качестве матрицы выступает нить ДНК. Последовательность азотистых оснований нити ДНК обуславливает последовательность азотистых оснований в различных классах РНК, что, в свою очередь, строго детерминирует последовательность аминокислотных остатков в синтезируемых белках. Матричный принцип обеспечивает упорядоченность синтетических процессов, строгую специфичность синтезируемых продуктов и большую скорость синтеза. «Принцип матричного синтеза, — пишет один из основателей молекулярной биологии в нашей стране, В. А. Энгельгардт, — это явление фундаментальной, принципиальной важности. Здесь, как нигде более, выступает специфика химизма живого по сравнению с не-

<sup>6</sup> В последнее время обнаружены факты, доказывающие, что в некоторых случаях имеет место так называемая обратная транскрипция, т. е. ДНК синтезируется на основе РНК.



живыми системами»<sup>7</sup>. Не отменяя принципа обычной химии, матричный принцип вносит нечто совершенно новое, «что мы более нигде в природе не встретим: возможность строжайшего незыблемого упорядочения последовательных этапов чрезвычайно длинной реакционной цепи»<sup>8</sup>.

Многие исследователи склонны преувеличивать значение нуклеиновых кислот, противопоставляя их всем другим соединениям. В 1961 г. бельгийский исследователь Ж. Браше писал: «Роль ДНК и РНК можно сравнить с ролью архитектора и инженера-строителя, в результате

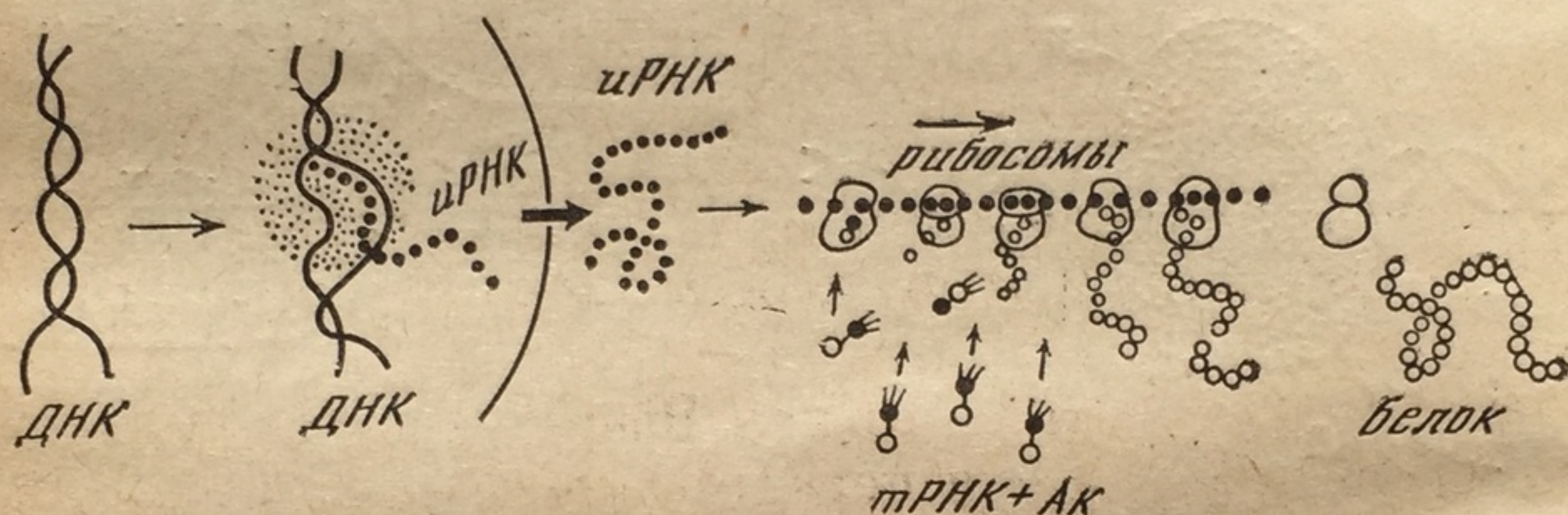


Рис. 34. Схема синтеза белка

На ДНК образуется иРНК; она выходит из ядра и поступает в рибосомы; в рибосомах происходит сборка белковой молекулы из аминокислот (АК), переносимых транспортной РНК (тРНК), — трансляция

совместных усилий которых из груды кирпича, камня и черепицы вырастает красивый дом»<sup>9</sup>.

Если, следуя Браше, сравнить развитие организма с постройкой дома, нуклеиновые кислоты скорее следует отождествлять с планом постройки и строительными механизмами, чем с архитектором и инженером-строителем. «Несомненно, молекула ДНК является химической основой специфичности развития каждого данного организма. Однако сама по себе она не определяет ни самовоспроизведения, ни развития организмов и не может рассматриваться как основа жизни»<sup>10</sup>. Иначе говоря, нуклеиновые кислоты выполняют свою важную функцию лишь как ча-

<sup>7</sup> Энгельгардт В. А. Пути химии в познании явлений жизни. — Химия и жизнь, 1965, № 7—8, с. 102.

<sup>8</sup> Там же, с. 103.

<sup>9</sup> Браше Ж. Живая клетка. — В кн.: Живая клетка. М.: Мир, 1966, с. 15.

<sup>10</sup> Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968, с. 209.



сти системы клетки. «Только клетка представляет собой единственную известную нам материальную систему, обладающую всей полнотой свойств жизни. Только целая клетка обладает свойством саморегуляции и самовоспроизведения. Она несет в себе запись генетической информации, представляющей собой итог эволюционного развития вида и основу всей его будущей эволюции»<sup>11</sup>.

«Клетка как живой организм по самому определению этого понятия немыслима иначе как целостная организованная система... Ни один из элементов клетки не автономен полностью, а постоянно подчинен системе в целом... Интеграция клетки выражается не только в ее структурной целостности, но и в характере ее деятельности. При каждом функциональном акте клетка оперирует не одним каким-либо органоидом, а всей совокупностью своих элементов»<sup>12</sup>.

С 1944 г., после того как Эвери Маклеод и Маккарти доказали роль ДНК в передаче наследственных свойств у пневмококков, ученые считали, что ДНК содержится только в хромосомах высших организмов или в их аналогах у низших. Но с 1963 г. стали накапливаться данные о наличии ДНК в хлоропластах растений, в митохондриях, в тельцах, лежащих в основаниях жгутиков и ресничек (кинетосомы животных клеток и кинетобласты одноклеточных), и даже, по-видимому, в клеточной оболочке.

По своим физико-химическим свойствам и по составу азотистых оснований ДНК митохондрий и хлоропластов высших организмов отличается от ДНК хромосом и имеет больше сходства с ДНК бактерий. Митохондрии, хлоропласты, кинетосомы, обладающие собственной ДНК, имеют возможность репродуцироваться независимо от ДНК ядра. По-видимому, так и происходит, хотя механизм подобной саморепродукции пока еще остается неясным.

Важно, однако, отметить, что, несмотря на возможность автономии, деятельность всех органоидов клетки строго координирована. Они связаны между собой сетью прямых и обратных связей, обуславливающих саморегуляцию, устойчивость и развитие. Налицо сложная система взаимодействующих компонентов, а не конгломерат независимых частей.

<sup>11</sup> Дубинин Н. П. Общая генетика. М.: Наука, 1970, с. 8.

<sup>12</sup> Нейфах С. А. Предисловие.— В кн.: Механизмы клеточного обмена. М.: Наука, 1967, с. 3—4.



Исследование структуры ДНК у различных организмов (от вирусов и бактерий до высших животных и растений) позволило обнаружить много новых и весьма интересных фактов. Огромная работа в этом направлении проведена советскими исследователями под руководством А. Н. Белозерского.

Как уже говорилось, у всех изученных организмов ДНК построена преимущественно из чередования четырех нуклеотидов, содержащих азотистые основания: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т) и цитозин (Ц). Поскольку аденин в двойной спирали ДНК всегда спаривается с тимином, а гуанин с цитозином, соблюдаются следующие правила, получившие по имени открывшего их ученого названия правил Чаргаффа:

$$\frac{A}{T} = 1; \quad \frac{G}{C} = 1; \quad \frac{G + A}{C + T} = 1; \quad \frac{G + T}{A + C} = 1.$$

Отношение  $G + C / A + T$  варьирует и может в ряде случаев служить показателем положения организма в системе. Обычно используется несколько иной показатель — процентное отношение  $G + C$  ко всей сумме нуклеотидов, т. е.

$$\frac{(G + C) 100}{A + T + G + C},$$

коротко — процент ГЦ. Организмы, у которых процент ГЦ превышает 50, принадлежат к ГЦ-типу; организмы, имеющие ГЦ менее 50%, относят к противоположному типу, т. е. к типу АТ.

Анализ процентного содержания ГЦ у различных организмов позволил обнаружить интересные закономерности (рис. 35). Наиболее изменчив этот показатель у бактерий, простейших и грибов. Кривая, характеризующая изменчивость процента ГЦ у этих трех групп, имеет две вершины. Иначе говоря, среди бактерий, простейших и грибов присутствуют организмы ГЦ- и АТ-типов; к явно выраженному ГЦ-типу относятся зеленые водоросли и актиномицеты. Синезеленые водоросли, вирусы, высшие растения и высшие животные (беспозвоночные и хордовые) относятся к АТ-типу. У высших животных и растений, несмотря на исключительное разнообразие морфологических признаков, обнаруживается минимальная измен-



Рис. 35. Изменчивость процентного содержания ГЦ-пар в ДНК различных групп организмов

По абсциссе — процент ГЦ-пар; по ординате — частота встречаемости (по А. Н. Белозерскому, 1971)



чивость процента ГЦ. Следовательно, этот показатель не может быть достаточным критерием для суждения о филогенетическом родстве среди высших организмов.

В последнее время ведется поиск других методов, позволяющих анализировать специфику последовательности азотистых оснований в нити ДНК. Особенный интерес представляет метод молекулярной гибридизации ДНК, разработанный американскими учеными Б. Хайером, Е. МакКарти и Е. Болтоном. Ученые испытывали способность одного из партнеров двухцепочковой спирали ДНК, выделенной из организма определенного вида, гибридизироваться с таким же партнером, но взятым от другого вида. Партнеры от особей одного и того же вида гибридизируются полностью. Чем дальше отстоят виды по своему происхождению, тем больше должны различаться последовательности нуклеотидов в цепи ДНК и тем менее совер-



шенна гибридизация между ними. Уже первые опыты показали, что процент гибридизации ДНК человека и обезьяны весьма высок. ДНК человека и лосося гибридизируются значительно хуже; ДНК человека и бактерии не гибридизируются совсем.

Обнаружена разномасштабность систематических групп животных и растений. Так, различие в последовательности нуклеотидов ДНК между семействами однодольных растений по своему масштабу соответствует различиям между классами хордовых животных.

В исследованиях методом молекулярной гибридизации встретились трудности. В частности, была обнаружена неоднородность ДНК у высших организмов. Не говоря уже о том, что в митохондриях, в пластидах, в кортикальном слое цитоплазмы и в ряде других цитоплазматических образований найдена особая ДНК, отличающаяся от основной ядерной, ядерная ДНК оказалась весьма гетерогенной. Во-первых, она состоит из участков с уникальной последовательностью нуклеотидов и из фракций, в которых одна и та же последовательность повторяется много раз. Во-вторых, кроме основной ДНК, в ядре присутствуют еще так называемые спутниковые, или сателлитные ДНК, концентрация которых варьирует даже у близкородственных организмов. По нуклеотидному составу сателлитная ДНК отличается от основной; ее количество, например у грызунов, достигает 10—15%. Степень гетерогенности ДНК возрастает по мере возрастания сложности организации.

Дополнительная ДНК в некоторых случаях, например у мух сциар, синтезируется в результате изменения клеточного метаболизма как следствие инфекции.

Повторяющиеся последовательности определенных участков нити ДНК также образуются в норме в ходе индивидуального развития особи, например при формировании овоцитов. При этом накапливается так называемая цитоплазматическая ДНК. У лягушки, например, часть молекул цитоплазматической ДНК образована повторами нуклеотидов значительной протяженности.

Возникновение повторяющихся последовательностей как одной из форм наследственной изменчивости должно играть весьма существенную роль в эволюции. Этим путем в конечном итоге могут образовываться новые гены с новыми функциями. «Гетерогенность ядерных ДНК является важным эволюционным приобретением. Она реализует-

ся и в онтогенезе лабильного и перспективны

Организация низацией клеточной жизни обнаружены остальные организмы с помощью многоклеточности в протоплазме и особенностях. Наряду с насчитывается двойное разделение воспроизведения с степенью сложности

Что предположительно многоклеточные организмы? Иначе говоря, ответственности и образом из клеток, состоящей из большой массы, сложной структуры на клетку?

Этот вопрос преформистов и яйце или семени организма. Их мелкие и прозрачные превращаются в его особенности тогда выражаются образования голландцы Ж. А. Галлер и М. Мальпиги. Ученые др.

предопределены 13 Владыченская ных исследований В кн.: Строение Науки, 1972, с. 2



ся и в онтогенезе, и в филогенезе, давая возможность для лабильного и всестороннего развития организма и широкие перспективы для его эволюционирования»<sup>13</sup>.

### Преформированный эпигенез

Организация живых организмов не ограничивается организацией клетки. В докембрийских отложениях уже обнаружены остатки многоклеточных существ. Вместе с появлением многоклеточности возникла своеобразная двойственность в преемственности поколений. Клетка приобрела способность не только воспроизводить свою структуру, но и особенности организации многоклеточного организма. Наряду с наследственностью возник онтогенез — индивидуальное развитие многоклеточной особи. При этом успех воспроизведения клеточной организации стал определяться степенью совершенства онтогенеза.

Что представляют собой эти две стороны развития многоклеточных организмов и как они между собой связаны? Иначе говоря, в чем заключается сущность наследственности и индивидуального развития особи? Каким образом из клетки — образования со сравнительно небольшой массой, относительно просто устроенной — развивается сложный многоклеточный организм, совсем не похожий на клетку?

Этот вопрос ученые решали по-разному. Известен спор преформистов и эпигенетиков. Первые утверждали, что в яйце или семени уже содержатся все признаки взрослого организма. Их только нельзя различить, потому что они мелкие и прозрачны. Невидимые признаки в ходе развития превращаются в видимые. Взрослый организм со всеми его особенностями как бы предобразован в яйце, или, как тогда выражались, преформирован в яйце. Теорию предобразования защищали известные ученые XVII и XVIII вв. голландцы Ж. Сваммердам и А. Левенгук, швейцарцы А. Галлер и Ш. Боннэ, итальянцы Л. Спалланцани и М. Мальпиги.

Ученые другого лагеря возражали против подобной предопределенности в развитии. По их мнению, яйцо уст-

<sup>13</sup> Владыченская Н. С., Антонов А. С. Организация полинуклеотидных последовательностей в геномах различных организмов. — В кн.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М.: Наука, 1972, с. 275.



роено сравнительно просто. Никаких задатков будущей организации в нем нет. Зачатки органов, а потом и сами органы возникают в ходе развития организма в результате влияния внешних условий или как следствие деятельности особой силы, направляющей развитие по определенному пути. Немецкий врач и алхимик, швейцарец по происхождению, Парацельс называл подобную силу «археем», немецкий ученый Блюменбах — «образовательным стремлением». Развитие, по мнению этих ученых, представляет собой эпигенез, т. е. новообразование все новых и новых частей и признаков.

Весьма существенный вклад в разработку проблемы причин индивидуального развития особи внес во второй половине XVIII в. отечественный ученый К. Ф. Вольф. Изучая развитие кишечника цыпленка, закладку почек, листьев и отдельных частей цветка, Вольф постоянно обнаруживал возникновение новых элементов. Его исследования нанесли сокрушительный удар по примитивным преформистским представлениям о развитии организма как о росте предсуществующих зачатков органов.

Книга Вольфа не привлекла внимания его современников. О ней вспомнили лишь через 50 лет, а спустя столетие после его исследований выдающийся французский физиолог Клод Бернар в 1870 г. писал: «...мы знаем после работ знаменитого Каспара Фридриха Вольфа, что организм развивается из яйца посредством эпигенезиса»<sup>14</sup>.

Опровергнув примитивный преформизм, Вольф, однако, решил лишь часть вопроса о факторах индивидуального развития. Действительно, если в яйце нет зачатков органов взрослого организма, если оно гомогенно (однородно), то как понять, почему из яйца курицы всегда вылупляется курица, а из яйца утки — утка? Вслед за Аристотелем с его «энтелехией», Парацельсом и Блюменбахом с их «археем» и «образовательным стремлением» Вольф вынужден был допустить существование особой «образовательной силы», с помощью которой однородная слизь яйца превращается в сложный организм. Доведенная до логического конца эпигенетическая точка зрения на развитие, как это ни парадоксально, неизбежно приводила к

<sup>14</sup> Бернар К. Курс общей физиологии, СПб.: Изд-во Билибина, 1878, с. 263.

преформизм  
альной пре  
ществование  
ка, т. е. св  
развитием.  
Блюменба  
Прежде  
вития был  
целое столе  
ментальные  
скопической  
туры в обра  
ми. О. Герт  
мизма и э  
эпигенезе, по  
щуюся по н  
момента раз  
зации в про  
как это усло  
ществляется  
образом, спор  
кущего столе  
зрения!  
Синтез пр  
осуществленн  
первые четк  
ды в развитии  
ваться как пр  
произведения,  
емственности,  
как структура  
Внешняя сред  
существенный  
немецкий биоло  
ства каждого от  
во-первых, от  
реакции вида, п  
вторых, от внеш  
ный индивид раз

<sup>15</sup> Baur E. Einführun  
1911, S. 9.



преформизму с тем лишь отличием, что вместо материальной предопределенности развития она допускала существование предопределенности нематериального порядка, т. е. своеобразную «жизненную силу», руководящую развитием. Представления Аристотеля, Парацельса и Блюменбаха возродились на новой основе.

Прежде чем вопрос о факторах индивидуального развития был поднят на следующую ступень, прошло еще целое столетие. В XIX в. в биологии начались экспериментальные исследования. Усовершенствование микроскопической техники позволило обнаружить тонкие структуры в образованиях, ранее считавшихся бесструктурными. О. Гертвиг указал на необходимость синтеза преформизма и эпигенеза, он говорил о преформированном эпигенезе, понимая под этим, с одной стороны, передающуюся по наследству сложную организацию начального момента развития, с другой — явное усложнение организации в процессе развития индивидуума. За счет чего и как это усложнение происходит? По Гертвигу, это осуществляется за счет внешних факторов развития. Таким образом, спор преформистов и эпигенетиков к началу текущего столетия разрешился в форме синтеза обеих точек зрения!

Синтез преформизма и эпигенетической точки зрения, осуществленный на экспериментальной основе, позволил впервые четко сформулировать роль наследуемого и среды в развитии особи. Наследственность стала рассматриваться как преемственность организмов в явлениях воспроизведения, осуществляющаяся в форме клеточной преемственности. Понятие «наследуемое» конкретизировалось как структура клетки, как структура клеточного ядра. Внешняя среда — не только условие развития, но и его существенный компонент. Один из основателей генетики немецкий биолог Э. Баур в 1911 г. писал: «Внешние свойства каждого отдельного индивида зависят от двух вещей: во-первых, от специфического унаследованного способа реакции вида, к которому индивид принадлежит, и, во-вторых, от внешних условий, под влиянием которых данный индивид развивается»<sup>15</sup>.

<sup>15</sup> Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1911, S. 9.



## Ядро или цитоплазма

В результате синтеза точек зрения преформистов и эпигенетиков возникла новая проблема: каким образом из яйца, содержащего сравнительно небольшое количество компонентов, развивается сложный многоклеточный организм с головой, конечностями, различными системами внутренних органов, органами чувств, специфически реагирующий на окружающую среду?

Пытаясь показать, в каком отношении друг к другу находятся наследственность и индивидуальное развитие, некоторые исследователи пошли по пути разграничения субстрата этих явлений. Так, знаменитый немецкий биолог Э. Геккель еще в 1866 г. писал, что ядро — это преимущественно орган наследственности, в то время как цитоплазма — орган приспособления к среде. Не менее известный автор мутационной теории голландский ботаник Гуго Де Фриз считал (1900), что передача свойств и их развитие — две различные особенности: передача — функция ядра, а развитие — дело цитоплазмы. К этой же точке зрения присоединился Гертвиг.

Этот взгляд получил дальнейшее развитие в представлениях американского исследователя Жака Леба (1909). Согласно Лебу, будущий организм грубо преформирован в строении цитоплазмы оплодотворенного яйца. Основа дифференциации заключается в исходной качественной неравноценности цитоплазматических участков оплодотворенной яйцеклетки. Клеточное деление равнонаследственно в отношении свойств ядра и дифференциально по отношению к свойствам цитоплазмы. Сходные ядра, попадая в разную цитоплазму, обеспечивают разную дифференцировку клеток.

Исследования эмбриологов-экспериментаторов вскрыли ограниченность и этого неопреформистского представления. Действительно, бластомер морского ежа, отделенный на стадии 8 клеток, развивался в нормальную личинку. В нормальную медузу развивался бластомер дробящегося яйца медузы, отделенный на стадии 16 клеток. Кусочек ткани пресноводной гидры, совсем не похожий на яйцо и, конечно, не имеющий того расположения элементов цитоплазмы, которое имелось в яйце, вырастал в нормальную гидру. Центрифугированием при больших скоростях можно весьма существенно сместить, по крайней мере, види-



мие структуры цитоплазмы, но развитие при этом не нарушается. Правда, у некоторых организмов были обнаружены особые включения в цитоплазму или особые выросты, удаление которых приводило к образованию зародышей, лишенных ряда органов. Однако у других животных такая дифференциация явно отсутствовала, следовательно, говорить о том, что у всех организмов особенности взрослого организма определяются распространением каких-то элементов в цитоплазме, нет никаких оснований.

Но если не в ядре и не в цитоплазме преформировано нечто, в результате деятельности которого возникает все многообразие высокоорганизованных живых существ, то где же оно расположено и что собой представляет? Крупнейший американский цитолог Эдмунд Вильсон, обсуждая вопрос о роли ядра и цитоплазмы в развитии и наследственности, приходит к выводу, что в развитии принимает участие «вся система клетки в целом». Другой американский ученый, Томас Морган, один из основателей современной генетики и экспериментальной эмбриологии, отвергая учение о прелокализации зачатков, рассматривает яйцевую клетку как развивающийся индивидуум со всей характерной физиологией. Американский генетик Т. Г. Морган в книге «Развитие и наследственность» (1937) говорит о возможности взаимодействия хромосом и протоплазмы клетки во время развития: если протоплазма в новой внешней среде может менять свою дифференцировку, не теряя своих основных свойств, то почему этим свойством не могут обладать также и части хромосом — гены.

Последующее развитие экспериментальной биологии позволило внести в этот вопрос ясность. Несколько лет назад советский эмбриолог Г. В. Лопашов (1961) и английские ученые Р. Бриггс и Т. Кинг (1961) разработали методику пересадки клеточных ядер. Ядро из относительно специализированной клетки зачатка мускулатуры, зачатка глаза или даже из эпителиальной клетки кишечника лягушки пересаживалось в лишенную собственного ядра яйцевую клетку. В случае удачной операции из таких клеток развивались нормальные взрослые лягушки. Эти опыты позволяют сделать два вывода.

Во-первых, ядра даже высокоспециализированных клеток не утрачивают способности обеспечивать полноценное развитие. Иначе говоря, в наследственном отношении все



ядра развивающегося и взрослого организма равнопотенциальны. Во-вторых, особенности функционирования ядра зависят от того, в какой цитоплазме оно находится. Последнее особенно наглядно показал английский ученый И. Гурдон (1962). Пересаживая ядра прекративших деление клеток крови или мозга лягушки в безъядерные яйца, он наблюдал возобновление синтеза ядерного вещества.

Ядро — активный орган клетки, обладающий многообразными функциями. Его функционирование зависит от взаимодействия с цитоплазмой. В цитоплазме яйцевой клетки оно обеспечивает развитие целого организма, в цитоплазме клеток кишечника — специфическую жизнедеятельность кишечной клетки. Оправдывается предположение Моргана: ядро действительно может по-разному функционировать, не теряя своих основных свойств. Особенности цитоплазмы в свою очередь определяются влияниями, исходящими из ядра.

Несколько схематизируя, можно представить клеточное ядро как арену многообразных, порой конкурирующих друг с другом процессов. Цитоплазма как среда функционирования ядра благоприятствует течению одних процессов и тормозит ход других, обуславливая конкретное направление ядерной активности. Под влиянием этой активности происходит изменение цитоплазмы, создающее новые возможности для функций ядра. Следовательно, «ядро и цитоплазма только совместно определяют специфику формообразования»<sup>16</sup>. Не ядро и не цитоплазма порознь ответственны за ход развития — он определяется их взаимодействием.

Таким образом, и в индивидуальном развитии особи клетка выступает как целостная организованная система.

### Эпигенез преформированного

Как возникает структура клетки? Иначе говоря, каким образом родители передают информацию о развитии своим детям? При решении этого вопроса мы опять встречаемся с двумя противоположными точками зрения. Они

<sup>16</sup> Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964, с. 78.

ведут свое  
стотеля. Гип  
пают особые  
обеспечивает  
Аристотель, во  
в некоем не  
изменном виде  
коления в по  
матери, сама  
вития нематер  
ку для того, ч  
и тот же цвет  
поколениях д  
менном виде  
пократа и Ар  
XIX в., с од  
генезиса, с др  
на о бессмер  
ной в так наз  
Дарвин, к  
ки тела отде  
цы — геммул  
ках, обуслов  
Двоюродный  
циальные оп  
обнаружил тр  
рию наследст  
корневища»,  
рии зародыше  
плазма вида  
Вейсман, — о  
должается из  
ному, ползущ  
вильных рас  
стенными, о  
ний»<sup>17</sup>.  
Представле  
тверждение пр  
у ряда орган  
1899 г. обнару  
го круглого че  
<sup>17</sup> Вейсман А. Ле



ведут свое начало от высказываний Гиппократ и Аристотеля. Гиппократ считал, что в половые клетки поступают особые представители от всех частей тела, что и обеспечивает воспроизведение этих частей у детей. Аристотель, возражая Гиппократу, видел основу развития в некоем нематериальном формирующем принципе, в неизменном виде переходящем с мужским семенем из поколения в поколение. Грубая материя, приходящая от матери, сама по себе не способна к развитию. Суть развития нематериальна. Как маляр сохраняет в ведре краску для того, чтобы окрасить несколько предметов в один и тот же цвет, так и сходство признаков в последующих поколениях достигается сохранением в семени в неизменном виде некоего формирующего начала. Идеи Гиппократ и Аристотеля возродились во второй половине XIX в., с одной стороны, в дарвиновской гипотезе пангенезиса, с другой — в учении Ф. Гальтона и А. Вейсмана о бессмертной зародышевой плазме, материализованной в так называемом зародышевом пути.

Дарвин, как и Гиппократ, предполагал, что все клетки тела отделяют от себя особые материальные частицы — геммулы, которые, собираясь в зародышевых клетках, обуславливают передачу детям свойств родителей. Двоюродный брат Дарвина, Ф. Гальтон, поставив специальные опыты по переливанию крови у кроликов, не обнаружил транспорта геммул. Он предложил свою теорию наследственности, известную под именем «теории корневища», получившую дальнейшее развитие в «теории зародышевой плазмы» А. Вейсмана. «Зародышевая плазма вида никогда не зарождается вновь, — пишет Вейсман, — она лишь растет и размножается, она продолжается из одного поколения в другое, подобно длинному, ползущему по земле корню, от которого на правильных расстояниях отходят побеги и становятся растеньицами, особями следующих друг за другом поколений»<sup>17</sup>.

Представления Вейсмана получили некоторое подтверждение при изучении формирования половых клеток у ряда организмов. Так, немецкий биолог Т. Бовери в 1899 г. обнаружил, что при дроблении яиц паразитического круглого червя лошадиной аскариды уже два первых

<sup>17</sup> Вейсман А. Лекции по эволюционной теории. СПб.: 1918, с. 505.



бластомера оказываются различными: один дает начало клеткам тела, из другого формируется зачаток гонады (половой железы). Аналогичное явление наблюдается у рачков-циклопов и у многих насекомых. Однако раннее обособление зачатка гонад не является общим правилом. В частности, у позвоночных животных половой зачаток развивается сравнительно поздно, у растений половые клетки всегда происходят из клеток тела.

С современными представлениями лучше гармонируют не односторонние представления Вейсмана, а взгляды одного из основателей экспериментальной биологии, французского ученого Клода Бернара. В лекциях, прочитанных в Париже в 1870 г., он говорил: «Прежде чем достигнуть состояния свободного существа, независимого и полного, словом, состояния индивидуума, животное прошло через состояние клетки-яйца, которое само было живым элементом, эпителиальной клеткой материнского организма»<sup>18</sup>.

Иначе говоря, формирование яйцеклетки со всеми ее наследственными особенностями определяется эпигенезом материнского организма. Причиной развития детей является развитие их родителей. Американский цитолог Э. Вильсон, автор известной монографии «Клетка и ее роль в развитии и наследственности», также рассматривал строение яйцевой клетки как результат «предшествующего эпигенетического процесса».

В настоящее время ученые далеки от примитивного представления, согласно которому формирование яйцеклетки сводится к вложению совокупности наследственных задатков (генов) в относительно инертную цитоплазму. Образование яйцеклетки в действительности представляет собой сложный эпигенетический процесс, в котором (особенно у высших организмов) принимает участие весь материнский организм. В ходе созревательных делений (мейоза) в ооцит (созревающую яйцевую клетку) передается материнская ДНК, происходит формирование цитоплазмы и особого поверхностного (кортикального) слоя. Вместе с цитоплазмой передаются содержащиеся ДНК митохондрии. У растений, кроме того, в цитоплазму растущей яйцеклетки переходят хлоропласты со своей ДНК. Рост ооцита высших организмов

<sup>18</sup> Бернар К. Курс общей физиологии, с. 53.

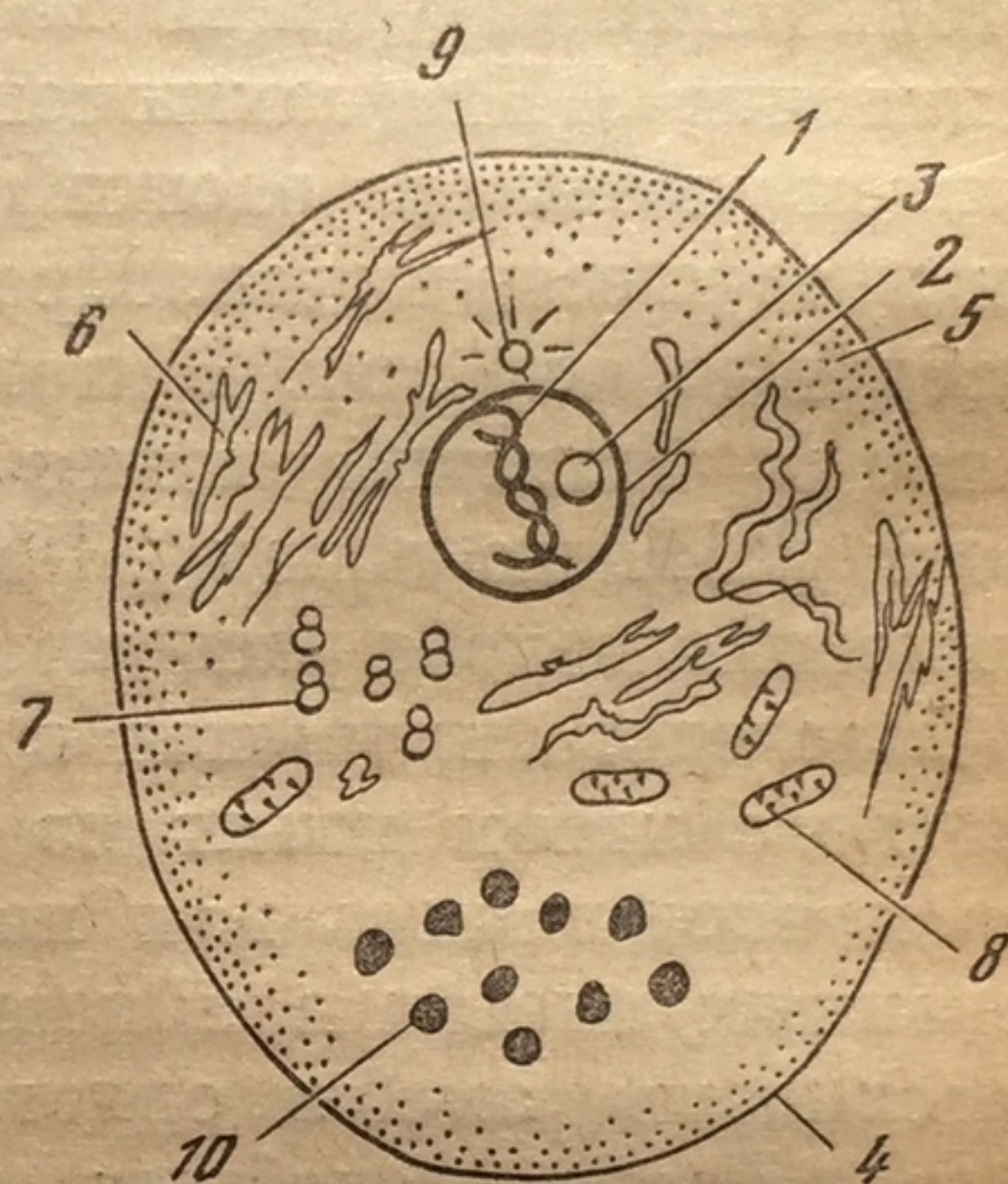


осуществляется во многих случаях в результате активной деятельности особых клеток, поставляющих питательные вещества и передающих свои митохондрии (жук-плавунец, мушка-дрозофила).

У многих животных важную роль в формировании ооцита играют окружающие клетки, так называемый фолликул. Фолликул не только синтезирует вещества, поступающие в растущий ооцит, но одновременно выполняет роль шлюза, сортирующего вещества, идущие извне. Особое значение имеет поверхностный слой прото-

Рис. 36. Схема строения зиготы

1 — ДНК (наследственный код),  
2 — ядерная оболочка, 3 — ядрышко, 4 — оболочка клетки, 5 —  
кортикальная плазма, 6 — эндо-  
плазматическая сеть, 7 — рибосомы, 8 — митохондрии, 9 — центросома, 10 — пищевые гранулы  
(2—9 — декорг)



плазмы — носитель кортикального поля, по-видимому, содержащий собственную ДНК. Голландский эмбриолог Х. Равен (1964) считает, что кортикальное поле представляет собой как бы «отпечаток» на яйце окружающих структур яичника. Особенности кортикального слоя обуславливают определенную организацию яйца, ответственную за ход ранних стадий развития.

Таким образом, будущему организму передается не только наследственный код в виде специфического чередования азотистых оснований в цепочке ДНК, но и декодирующая организация — декорг, который может расшифровать этот код. Чем сложнее организм, тем, по-видимому, сложнее наследственный код и совершеннее декорг. Он ведь должен воспринимать и расшифровывать заключенную в ДНК информацию. В противном случае эта информация так и останется мертвым капиталом (рис. 36).

«Когда я слушаю музыкальную пьесу, — пишет основатель кибернетики Винер, — то большая часть звука воз-



действует на мои органы чувств и достигает мозга. Однако, если у меня нет навыков, необходимых для эстетического понимания музыкального произведения, и соответствующей способности к его восприятию, эта информация натолкнется на препятствие»<sup>19</sup>.

Еще более наглядная аналогия. Знания, содержащиеся в книгах, могут быть восприняты и использованы человеком, имеющим какое-то образование и способность к мышлению. Способность воспринимать и расшифровывать информацию, таким образом, зависит от структуры, организации, эрудиции воспринимающего аппарата. Если в цепочке ДНК заключен наследственный код, декорг должен уметь его расшифровывать. Это в действительности и осуществляется. Происходят порой даже более удивительные явления. Например, цитоплазматическая организация бактерий может расшифровать не только код своей ДНК, но и код ДНК вируса. При межвидовой гибридизации декорг расшифровывает разные коды.

Наследственный код в ходе эксперимента может быть вместе с ядром изъят из клетки и заменен другим, как это проделывалось при пересадках ядер из дифференцированных клеток в яйцевые или при пересадке ядра из цитоплазмы амебы одного вида в цитоплазму другого вида. После подобных микрохирургических операций клетки продолжают функционировать. Обнаружилась способность цитоплазмы «читать» информацию, поступающую из разных ядер. Таким образом, развитие организма обусловлено взаимодействием, по крайней мере, трех компонентов: а) наследственной программой, преформированной в структуре ДНК; б) декодирующей организацией, развивающейся эпигенетически (декорг); в) внешними условиями развития. В декорг все время вносятся коррективы, с одной стороны, от ДНК, с другой — от внешних факторов, в результате чего увеличивается способность к расшифровке наследственного кода.

Чтобы расшифровать сложный наследственный код или, как теперь нередко выражаются, извлечь из него информацию, декорг должен обладать не меньшей сложностью. Сложность декорга можно объяснить двумя способами: он может быть сложным с начала или усложняется по мере взаимодействия с наследственным кодом.

<sup>19</sup> Винер Н. Кибернетика и общество. М.: ИЛ, 1958, с. 102.



В индивидуальном развитии организмов наблюдается второй вариант. Декорг сам развивается, увеличивая способность декодирования по мере расшифровки наследственной информации и по мере поглощения дополнительной информации из внешней среды.

Ясно, что полная расшифровка наследственной информации, заложенной в нити ДНК, возможна только по мере усложнения развивающегося организма. При отсутствии соответствующих условий наследственная информация не может быть прочтена. Она будет, как иногда выражаются, репрессирована. Оплодотворенное яйцо млекопитающего развивается во взрослый организм со всеми его многообразными признаками. Тожественный ему в наследственном отношении лейкоцит из кровяного русла выполняет лишь весьма ограниченные функции. Различие между ними — это различие в декоргах.

При искусственном культивировании клеток различных тканей различие между клетками, как правило, сохраняется в течение большого (можно думать, неопределенного) числа поколений. Эти различия нельзя назвать наследственными, так как ткани взяты из одного организма и, следовательно, несут одну и ту же наследственную информацию. Видимо, за эти так называемые эпигеномные различия несут ответственность различия в декоргах клеток разных тканей.

В литературе описаны попытки количественно оценить информацию, заключенную в различных компонентах оплодотворенного яйца или в бактериальной клетке (Кастлер, Моровитц, Линшиц). Х. Равен, приводя эти подсчеты, приходит к выводу, что информация, заложенная в структуре цитоплазмы, включая кортикальное поле, не может быть меньше информации, заключенной в ДНК. Можно не соглашаться с расчетами и конкретными оценками Равена, имеющими относительное значение, однако совершенно ясно, что информация, передаваемая яйцу взрослым организмом, не ограничивается информацией, поступающей от ДНК. Слишком много факторов, писал Браше в 1965 г., показывает, что на самых ранних стадиях развития цитоплазматическая организация играет ведущую роль.

Таким образом, говоря об индивидуальном развитии, мы имеем в виду преформированный эпигенез, говоря же об организации половых клеток, вынуждены констатиро-



вать эпигенез преформированного. Иначе говоря, не может быть преформации без эпигенеза, точно так же, как невозможен эпигенез без преформации. Следовательно, в современном представлении осуществляется своеобразный синтез положительных моментов дарвиновского пангенезиса и вейсмановской идеи о непрерывности зародышевой плазмы. Непрерывность процесса развития достигается путем эпигенеза половых клеток. Преемственность жизни осуществляется не только благодаря преемственности всей клеточной организации, т. е. не только за счет наследственного кода, но и в результате формирования специфического декорга. Дети получают от своих родителей не только наследственный код, но и развивающееся в ходе онтогенеза дешифровальное устройство!

### Фенотип и генотип

В 1909 г. датский физиолог В. Иогансен сформулировал получившие всеобщее признание научные термины — ген, генотип, фенотип. Под фенотипом понималась совокупность признаков, обнаруживающихся непосредственно, под генотипом — совокупность наследственных задатков или генов. В последующих публикациях Иогансен значительно уточнил содержание этих терминов. В 1926 г. в третьем издании своего классического труда «Элементы точного учения о наследственности» он писал: «Основа всего индивидуума дается, конечно, конституцией обеих гамет, в результате слияния которых возникает организм... Генотип, как он представлен в зиготе, обуславливает все возможности развития особи, возникшей в итоге оплодотворения, и означает, следовательно, норму реакции данного организма... Фенотип особи мы определяем как совокупность доступных непосредственному наблюдению или анализу признаков. Описательно он представляется крайне расчлененным: морфологически — как элементы при постройке, физиологически — как отдельные свойства или функции, химически — в виде отдельных составных частей и пр. Но живой организм нужно понимать как целое, как единую систему не только во взрослом состоянии, но и в течение всего развития... Фенотип не просто сумма признаков, он является выражением очень запутанных взаимоотношений... часто весьма запу-

танные вз  
фактически  
В. Иоган  
материальн  
единицу на  
пшло, одн  
Т. Бовери  
факторов с  
ученого Т.  
гена с час  
хромосомы.  
представля  
гановской т  
аппаратом.  
Развитие  
ной генетик  
мую часть  
русов. Таков  
Логика разв  
венству: ген  
следует, что  
венно отлич  
современное  
По-видимому  
нологически  
нить за поня  
Иогансеном,  
вокупность г  
геномом.  
Отдельные  
щественные,  
клеточного ф  
вания и вы  
Н. П. Дуб  
типа и фенот  
«Фенотип — э  
При такой тр  
но правильной  
20 Johansen W.  
scher, 1926, S.  
21 Дубинин Н. П.  
нинской филос  
ние. М.: Мысль



таные взаимоотношения генотипа и среды определяют фактические свойства каждого организма, его фенотип»<sup>20</sup>.

В. Иогансен не связывал понятие «ген» с каким-либо материальным элементом клетки, понимая под геном единицу наследственного отличия. Развитие генетики не прошло, однако, по намеченному им пути. В. Суттон и Т. Бовери в 1903 г. обнаружили связь менделирующих факторов с хромосомами. Успехом школы американского ученого Т. Моргана генетика обязана отождествлению гена с частью хромосомы. Ген стал частью (локусом) хромосомы. Так как генотип, по определению Иогансена, представляет собой совокупность генов, то в новой моргановской трактовке он отождествляется с хромосомным аппаратом.

Развитие сначала биохимической, а затем молекулярной генетики позволило определить наследственно значимую часть хромосомы или ее аналогов у бактерий и вирусов. Таковой оказалась ДНК (у некоторых вирусов РНК). Логика развития генетики привела, таким образом, к равенству: генотип = хромосомная ДНК. Из этого равенства следует, что генотип в современном понимании существенно отличается от генотипа в понимании Иогансена: современное содержание этого понятия значительно уже. По-видимому, лучшим выходом из создавшихся терминологических трудностей может быть следующий: сохранить за понятием «генотип» содержание, вложенное в него Иогансеном, — наследственная структура организма; совокупность генов, как это часто и делается, называть геномом.

Отдельные органоиды клетки, в том числе и такие существенные, как нить ДНК, представляют собой части клеточного фенотипа, т. е. конкретную форму существования и выражения генотипа на клеточной стадии.

Н. П. Дубинин, рассматривая взаимоотношение генотипа и фенотипа в плане философских категорий, пишет: «Фенотип — это явление, а генотип — это сущность»<sup>21</sup>. При такой трактовке, которая представляется совершенно правильной, генотип должен полностью проявляться в

<sup>20</sup> *Johannsen W.* Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena: G. Fischer, 1926, S. 165—170.

<sup>21</sup> *Дубинин Н. П.* Современная генетика в свете марксистско-ленинской философии. — В кн.: Ленин и современное естествознание. М.: Мысль, 1969, с. 303.



фенотипе, в то время как фенотип, являясь результатом взаимодействия генотипа и среды, всегда будет сложнее и многообразнее генотипа. Поэтому можно утверждать, что организмы, имеющие одинаковые генотипы, могут различаться как фенотипы. Противоположное утверждение о возможности существования генотипических различий вне их фенотипической реализации с философской точки зрения, по-видимому, неправильно. Различия в сущностях должны обнаруживаться как различия в явлениях. В частности, особенности чередования азотистых оснований в нити ДНК — не только выражение наследственной сущности, но и один из фенотипических признаков клетки. Как это ни парадоксально, но и геном как совокупность хромосомных генов следует, видимо, отнести к категории фенотипических признаков. Этот элемент фенотипа клетки — одно из выражений генотипа на клеточной стадии.

Раз на основе одного и того же генотипа в разных условиях развиваются разные фенотипы, значит, по своим возможностям (потенциям) генотип богаче фенотипа. Из этого правильного утверждения нередко делают неверный вывод: следовательно, генотип содержит большее количество информации, чем каждый отдельный фенотип. Ошибка заключается в том, что возможности (потенции) количественно сравниваются с действительностью, с конкретной реализацией потенций. Новорожденный ребенок по своим возможностям, конечно, богаче взрослого человека, однако кто станет утверждать, что он богаче и информационно.

Генотипические потенции становятся в ходе индивидуального развития особи фенотипической действительностью. Конкретный ход реализации этих потенций зависит от факторов среды.

У протоорганизмов имелась возможность эволюировать в человека. Но ведь нельзя же на этом основании утверждать, что они информационно были более богатыми, чем мы с вами!

Сторонники представления о большем информационном богатстве генотипа по сравнению с фенотипом приводят в подтверждение своих взглядов обнаруженный в последние годы факт избыточности ДНК. Раз наследственных молекул ДНК значительно больше, чем требуется для формирования нормального фенотипа, значит, в ге-

нотипе содержится  
Однако мы еще  
клетки. Трудно  
таким исключите  
точные структур  
функций несет  
венные для жизн  
Кроме того, ка  
лишь один из эле  
она, естественно,  
Значит, будучи  
больше целого фен  
Проблема соот  
дельно ясной форм  
ных П. Эрлиха и  
границу между ген  
ский прием это по  
ется постоянство п  
информации; такое  
действительность,  
генетической науке  
впечатление, что  
основная сущность,  
жение генотипа (о  
ды). Можно было б  
лался с фенотипом  
ваться без «постор  
ясен: то, что можно  
нельзя разделить в  
генетический матери  
длинную, ничего не  
торая сама является  
ческая информация  
ной только тогда, к  
зультате контакта с  
о ценности информа  
ной форме, а не по  
действует на фенот  
лишь определяет ре  
внешнюю среду» 22

22 Эрлих П., Холл Р.



нотипе содержится больше информации, чем в фенотипе. Однако мы еще пока очень мало знаем о функциях ДНК клетки. Трудно предположить, что естественный отбор с таким исключительным упорством сохранял явно избыточные структуры. По-видимому, ДНК кроме известных функций несет еще и какие-то неизвестные, но существенные для жизни клетки.

Кроме того, как уже было сказано, и сама нить ДНК — лишь один из элементов фенотипа клетки, и как таковая она, естественно, входит в состав фенотипа организма. Значит, будучи частью фенотипа, она не может быть больше целого фенотипа!

Проблема соотношения генотипа и фенотипа в предельно ясной форме выражена в книге американских ученых П. Эрлиха и Р. Холма. «Обычно принято проводить границу между генотипом и фенотипом. Как педагогический прием это полезно, поскольку при этом подчеркивается постоянство и непрерывность передачи генетической информации; такое разграничение, хотя оно и упрощает действительность, привело к значительному прогрессу в генетической науке. Однако в то же время оно создало впечатление, что генотип — это, в некотором смысле, основная сущность, а фенотип — всего лишь грубое отражение генотипа (образ которого искажен влиянием среды). Можно было бы удивляться, почему отбор не разделился с фенотипом начисто, позволив генотипу развиваться без «посторонней примеси». Ответ, разумеется, ясен: то, что можно разделить в учебниках или в теории, нельзя разделить в живых организмах. Отпрепарировав генетический материал плодовой мушки, мы получили бы длинную, ничего не значащую цепочку нуклеотидов, которая сама является компонентом «фенотипа»... Генетическая информация становится биологически осмысленной только тогда, когда она «расшифровывается» в результате контакта с окружающей средой. В самом деле, о ценности информации судят только по ее расшифрованной форме, а не по оригиналу. Естественный отбор воздействует на фенотип, а не прямо на генотип, который лишь определяет реакции развивающегося организма на внешнюю среду»<sup>22</sup>.

---

<sup>22</sup> Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966, с. 70.



Большое значение внешних факторов в развитии фенотипа привело некоторых исследователей к другой крайности — к мысли о необходимости придумать какое-то особое обозначение для ненаследственного в организме. В частности, известный немецкий генетик Г. Сименс ввел понятие «паратип». Иогансен выступил с резкой и вполне справедливой критикой этого нововведения. «Все принадлежащее к фенотипу, — пишет он, — то есть все свойства вообще, наблюдаемые у организма как таковые, не наследственны. Они всегда являются выражением прямых или не прямых реакций генотипа (идиотипа Симонса) с факторами среды. Термин Сименса «паратип» как бы указывает, что существуют признаки, ничего общего не имеющие с генотипом данного организма, т. е. «чисто фенотипические». Но таких признаков у организма вообще не имеется. Ничто не может быть «чисто фенотипическим», ибо фенотипы являются обязательными реакциями генотипа... Например, особые способы заживления ран, реакции на инфекции, на трансплантацию и другие внешние воздействия, конечно, обусловлены прямо или косвенно генотипом данного организма, например через внутреннюю секрецию»<sup>23</sup>. Говоря коротко, фенотип — не наследуемое — представляет собой форму реализации генотипа, наследуемого в конкретных условиях жизни. Все признаки развивающегося организма, включая и клеточные, и различные формы поведения, генотипически обусловлены, но не наследственны. Наследуемость и генотипическая обусловленность — разные явления.

Итак, согласно Иогансену, фенотип — это результат взаимодействия генотипа и среды. Выражаясь несколько иначе, можно сказать: расшифровка в фенотипе генотипической информации происходит путем поглощения из среды веществ, энергии и внешней информации. Поглощение и переработка информации, поступающей вместе с веществом и энергией, лежат, следовательно, в основе жизнедеятельности. «...Если бы живые существа, — пишут А. И. Берг и Б. В. Бирюков, — не обладали органами чувств или иными «приборами» улавливания информации или если бы не существовало «информационного

<sup>23</sup> Johanssen W. Elemente der exacten Erblchkeitslehre, S. 708.

поля», жизнь  
ществовать»

Проблема соот  
лучила новоз  
После работ  
посвященных  
мации по кан  
пользовать по  
венной хара  
цессов. С.  
Х. Равен (19  
формации, со  
многоклеточн  
источника ин  
среда, количе  
организме, м  
дии, получен  
внешней сред

Иначе го  
=  $I_{\text{я}} + I_{\text{ср}}$ ,  
взрослом орг  
мации, иссле  
формации, со  
низме.

По Данко  
держатся  
 $I_{\text{взр}} = 10^{25}$  би  
вен получил  
( $I_{\text{я}}$ ) величин  
образом, во  
на 10 порядк  
отношение ис  
величин анал

Так как  
получается, чт  
вития извлека

<sup>24</sup> Берг А. И., Бирюков Б. В. — В кн.:  
1969, с. 350.



поля», жизнь на Земле не могла ни возникнуть, ни существовать»<sup>24</sup>.

### Парадокс индивидуального развития

Проблема соотношения генотипа, среды и фенотипа получила новое звучание в связи с теорией информации. После работ американского математика Клода Шеннона, посвященных передаче определенного количества информации по каналам связи, были предприняты попытки использовать полученные им закономерности для количественной характеристики некоторых биологических процессов. С. Данков и Г. Кастлер (1953), а затем Х. Равен (1954) попробовали подсчитать количество информации, содержащейся в яйцеклетке и во взрослом многоклеточном организме. Так как имеются лишь два источника информации, генотип яйцеклетки и внешняя среда, количество информации, заключенной во взрослом организме, может быть представлено как сумма информации, полученной по наследству ( $I_{я}$ ) и поглощенной из внешней среды ( $I_{ср}$ ).

Иначе говоря, должно соблюдаться равенство  $I_{взр} = I_{я} + I_{ср}$ , где  $I_{взр}$  — информация, содержащаяся во взрослом организме. Используя подходы теории информации, исследователи подсчитали в битах количество информации, содержащейся в яйцеклетке и во взрослом организме.

По Данкову и Кастлеру, количество информации, содержащейся в организме взрослого млекопитающего,  $I_{взр} = 10^{25}$  битов. Применяя тот же метод расчета, Равен получил для зародышевой клетки млекопитающего ( $I_{я}$ ) величину информации порядка  $10^{15}$  битов. Таким образом, во взрослом организме содержится информации на 10 порядков больше, чем в исходной яйцеклетке. Соотношение исходной и конечной информации по порядку величин аналогично соотношению 1 мг и 10 т!

Так как информация не может возникать из ничего, получается, что организм в процессе индивидуального развития извлекает из внешней среды большое количество

<sup>24</sup> Берг А. И., Бирюков Б. В. Кибернетика и прогресс науки и техники. — В кн.: Ленин и современное естествознание. М.: Мысль, 1969, с. 350.



информации, хотя и меньшее, чем ее содержится в исходной яйцевой клетке.

Обратимся к фактам из другой области. Из яйца курицы в самых различных условиях, если только они не препятствуют развитию, всегда развивается курица и никогда не развивается утка или грач. Для нормального развития куриного яйца требуется определенная температура, кислород, некоторая влажность — условия, несущие, казалось бы, сравнительно малое количество собственной информации.

Питающиеся животные, вместо того чтобы использовать информацию, содержащуюся в сложных веществах, составляющих тело пищевых организмов, сначала разлагают их на сравнительно простые соединения — аминокислоты, простые сахара и т. д., из которых впоследствии заново строят вещества своего тела. Питание набором аминокислот, простых сахаров и витаминов обеспечивает нормальное развитие.

Принимая во внимание подобные факты и основываясь на данных молекулярной биологии, многие исследователи приходят к выводу, что все особенности индивидуального развития строго определяются структурой ДНК — единственного носителя специфической информации. Среда — лишь фон, на котором разыгрываются сложные процессы перекодирования в разнообразие индивидуального развития информации, записанной в ДНК. Практически единственным источником информации, определяющей весь процесс развития в целом, является ДНК хромосом, т. е. гены. Общий поток информации всегда направлен от генов к признакам.

Таким образом, с одной стороны, из приведенных расчетов количества информации вытекает необходимость признания огромной роли внешней среды как источника информации, с другой — повседневный опыт, подкрепляемый данными молекулярной биологии, свидетельствует о том, что если факторы среды и несут какую-то информацию, то ее объем исчезающе мал по сравнению с информацией, заключенной в наследуемых структурах организма. Перед нами явный парадокс: исходная неоднородность, а следовательно, и количество информации увеличивается на много порядков за счет поглощения вещества и энергии, несущих как будто бы относительно небольшой запас собственной информации.

Конечно, рас-  
вена, как их  
К. Уоддингтон,  
однако, он выну-  
вого смысла в  
полю, содержа  
разия, чем то  
клетка... Мог  
ную информаци  
через траву, ко  
как ответить на

Уоддингтон,  
технике связи,  
чи наследствен  
в явлениях реп  
цессов, ведущих  
следующих ста  
ризующихся п  
формации «ста  
опасной».

Уоддингтон  
для характерис  
рии информаци  
лов связи, т. е.  
ма открытая. С  
и энергии с окр  
формированный  
развития особи  
от генотипа, на  
тельная роль э  
кролик помимо  
тельную инфор  
зиготе, через т  
тит на этот во  
Следует раз  
генотипическую  
из яйцеклетки  
низма, и инфор  
и явлениях окр  
ности зайца не



Конечно, расчеты Данкова и Кастлера, а затем и Равена, как их оценивает известный английский биолог К. Уоддингтон, «фантастически неточны». Одновременно, однако, он вынужден признать, что «с точки зрения здравого смысла вполне очевидно, что кролик, бегущий по полю, содержит значительно большее количество разнообразия, чем только что оплодотворенная кроличья яйцеклетка... Мог ли взрослый кролик получить дополнительную информацию сверх той, что содержалась в зиготе, через траву, которую он ел? Честно говоря, я не знаю, как ответить на этот вопрос»<sup>25</sup>.

Уоддингтон, отдавая должное теории информации в технике связи, считает ее полезной при анализе передачи наследственной специфичности от родителей детям, в явлениях репликации ДНК и для характеристики процессов, ведущих к матричному синтезу белка. Но уже на следующих стадиях индивидуального развития, характеризующихся процессами формообразования, теория информации «становится не просто бесполезной, но даже опасной».

Уоддингтон прав, говоря об опасности использования для характеристики формообразования классической теории информации К. Шеннона, разработанной для каналов связи, т. е. для закрытых систем. Организм — система открытая. Она существует за счет обмена вещества и энергии с окружающей средой. Представляя собой преформированный эпигенез, специфика индивидуального развития особи, как уже говорилось, зависит не только от генотипа, но и от факторов среды. Какова действительная роль этих факторов? Может ли развивающийся кролик помимо вещества и энергии получить дополнительную информацию сверх той, которая содержится в зиготе, через траву, которую он ест? Попытаемся ответить на этот вопрос.

Следует различать специфическую наследственность — генотипическую информацию, обуславливающую развитие из яйцеклетки зайца — именно зайца, а не другого организма, и информацию, содержащуюся во всех предметах и явлениях окружающего мира. Специфические особенности зайца не витают где-то во внешней среде, перехо-

<sup>25</sup> Уоддингтон К. Х. На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970, с. 16—17.



дя в процессе развития в развивающийся организм, а содержатся в его половых клетках. Однако реализоваться они могут лишь в процессе извлечения из среды некоего набора химических элементов и простейших органических и минеральных соединений, обладающих определенными свойствами, упорядоченностью своей структуры, информацией. Все организмы нуждаются в натрии не потому, что это — один из многочисленных инертных кирпичей, из которых складывается организм. Натрий обладает рядом специфических свойств, отличных от свойств других химических элементов. Свойства натрия (информация), присущие этому элементу, нужны для построения организма — вот он и извлекается.

Дом строится по определенному плану. В плане заключена его специфика. Однако для того, чтобы построить дом, этой специфики мало, нужна специфика строительного материала, механизмов, бригада квалифицированных строителей и т. п. В дереве, кирпиче, бетоне, стекле дом не содержится, но без особых свойств этих материалов, без их упорядоченности никакой дом не построить. Организация любого крупного дела основана на умелой интеграции знаний и умении исполнителей.

Индивидуальное развитие особи и представляет собой процесс отбора и интеграции различного рода информации из внешней среды, обусловленные наследственной организацией яйцеклетки.

Известный советский биохимик академик А. А. Баев, в частности, пишет, что в основе формообразования биологических макромолекул «лежат простые, архаические силы межмолекулярных взаимодействий. Они не возникли в ходе эволюции живой природы, они не запрограммированы в наследственном аппарате клеток, но унаследованы готовыми от абиологических предшественников. В живых существах межмолекулярные взаимодействия оказываются в более сложном окружении, они действуют на уровне более высокой организации и, приобретая как бы новые возможности для своего самовыражения, приводят к созданию уникальных биологических структур»<sup>26</sup>.

Значение наследуемой информации выражается не в том, что она до мельчайших подробностей определяет все

<sup>26</sup> Баев А. А. Ассоциация молекул биополимеров, ее функциональное и биологическое значение. — Вестник АН СССР, 1971, № 2, с. 57.

детали строен  
чается в спосо  
жения специф  
с помощью ко  
ется в процесс  
Наиболее  
синтез рассея  
ложимо не  
осуществляющ  
венную инфор  
генезу многок  
новидности р  
внешней инфор  
следованной п



детали строения развивающегося организма. Оно заключается в способности сложной системы выбирать из окружения специфический набор внешних условий развития, с помощью которых наследственная информация реализуется в процессах формообразования.

Наиболее общее определение процесса развития — синтез рассеянной информации. Данное определение приложимо не только к эволюции органического мира, осуществляющейся с помощью накапливающего наследственную информацию естественного отбора, но и к онтогенезу многоклеточных организмов. Специфика этой разновидности развития заключается в том, что синтез внешней информации происходит в соответствии с унаследованной программой,



## ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

На земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом.

В. И. Вернадский

### Стадии эволюции материи в направлении жизни

Как уже говорилось в предыдущих главах, биосфера Земли возникла и сформировалась в итоге длительного процесса развития материи. Можно, по-видимому, выделить следующие основные стадии этого процесса:

1. Добиотическая эволюция материи:

1. Образование тяжелых элементов из водорода в недрах звезд.

2. Взрывы звезд и обогащение межзвездной среды разнообразием химических элементов.

3. Возникновение в Космосе под влиянием различных источников энергии простейших органических соединений.

4. Формирование планет, содержащих разнообразные простейшие органические соединения.

5. Образование абиотического круговорота веществ на поверхности планет, вызванного излучением центрального светила (круговорот воды, абиогенная миграция химических элементов); абиогенные химические реакции.

6. Аккумуляция лучистой энергии в органических соединениях в результате фотохимических реакций.

7. Возникновение круговорота соединений углерода, включающего реакции накопления лучистой энергии



центрального светила и ее освобождения, — зародыш биотического круговорота биосферы.

## II. Биотическая эволюция:

8. Усложнение и усовершенствование компонентов биотического круговорота — формирование биосферы; появление размножающихся живых существ (сперва прокариот, затем эукариот); биогенная миграция атомов как выражение жизнедеятельности.

9. Возникновение многоклеточных организмов и дальнейшее усложнение биотического круговорота биосферы; прогрессирующее преобразование абиогенного компонента биосферы.

10. Дифференциация живого, выражающаяся, с одной стороны, в увеличении многообразия форм, с другой — в усложнении строения, в том, что получило название морфофизиологического прогресса. Преобразование абиогенного компонента биосферы вследствие жизнедеятельности организмов оказывает все более сильное обратное воздействие на биоту.

## III. Социальная эволюция:

11. Возникновение и развитие человеческого общества. Трудовая деятельность людей становится фактором эволюции биосферы. Биосфера превращается в единство абиотического, биотического и социального, перехода в новое состояние — в ноосферу.

## Среда биосферы

С возникновением биосферы она противопоставилась остальной природе как своей среде. Среда биосферы — это, в первую очередь, космическое окружение, в особенности солнечное излучение, затем верхняя стратосфера и подстилающая биосферу верхняя часть литосферы.

Факторы биосферной среды можно подразделить на две группы: космические и геологические (включая геохимические). К космическим факторам принадлежит в первую очередь солнечное излучение — основной энергетический источник активности биосферы. Данные астрономии свидетельствуют, что интенсивность солнечного излучения в течение времени формирования биосферы практически оставалась постоянной, претерпевая лишь сравнительно незначительные флуктуации, связанные с циклами солнечной активности, выражающейся, в част-



ности, в периодичности появления солнечных пятен. В последнее время, особенно после работы А. Л. Чижевского «Солнце и мы» (1963), накапливается все больше данных, демонстрирующих влияние подобных флуктуаций как на абиотический, так и на биотический компоненты биосферы. Значение для развития биосферы сезонных движений Земли вокруг Солнца и обращением ее вокруг оси, совершенно очевидно. Стоит привлечь внимание к другому космическому явлению, менее очевидному.

Наше Солнце примерно в 176 млн. лет совершает полный оборот вокруг центра Галактики. В течение этого галактического года солнечная система встречается с различными областями Галактики, различающимися интенсивностью космического излучения, магнитными свойствами, запыленностью пространства межзвездным веществом. Мы пока не знаем, какое воздействие оказывают галактические сезоны на биосферу Земли. Некоторые исследователи (Ю. М. Малиновский, 1973) считают возможным связывать с галактическими временами года периодичку геологических событий (горообразование, вулканизм, трансгрессии моря и т. п.). Будущие исследования покажут, насколько подобные гипотезы справедливы. А. С. Пресман (1976) особое значение придает электромагнитным полям (ЭМП). По его мнению, информация о многокомпонентной иерархической организации Вселенной непрерывно распространяется в космических просторах посредством ЭМП, стимулируя при наличии соответствующих условий развитие жизни. И это пока лишь гипотеза.

Существенное влияние на биосферу Земли оказывает Луна. Наиболее заметное проявление воздействия нашего естественного спутника обнаруживается в приливах, отливах и в дополнительном освещении поверхности Земли. У ряда организмов выработались специальные приспособления к этим явлениям. Приливное трение вызывает замедление вращения Земли, т. е. удлинение суток. Подсчеты исследователей показывают, что в течение миллиардов лет замедление вращения нашей планеты было весьма значительным.

К геологическим факторам биосферной среды относятся движения земной коры, дрейф материков и периоды наступления ледников. Принято различать два типа дви-



жений земной коры: медленные вертикальные колебания, с которыми связаны трансгрессии и регрессии моря, и резкие, геологически непродолжительные, выражающиеся в горообразовании. Первые получили название эпейрогенических, вторые — орогенических.

Процессы горообразования сопровождались вулканизмом, вызывающим увеличение содержания в атмосфере двуокиси углерода. Это способствовало повышению температуры поверхности и благоприятно сказывалось на продуктивности растений.

Первое зарегистрированное наступление ледников произошло еще в докембрии, затем оно повторилось в пермский период, захватив юг планеты. В нижнем мелу начали обособляться климатические пояса, возникла широтная зональность климата. В третичное время снова появились ледники (Гюнц); в четвертичном периоде было три ледниковых эпохи: миндель, рисс, вюрм.

При образовании мощного ледяного покрова происходило существенное снижение уровня океана. В межледниковые эпохи уровень повышался.

Важным фактором эволюции биосферы, в особенности фактором, способствующим увеличению многообразия живого компонента, было расщепление двух суперконтинентов Лауразии и Гондваны на отдельные материки. Расщепление Лауразии на Северную Америку, Гренландию и Евразию, а Гондваны на Южную Америку, Африку, Индию, Австралию и Антарктиду началось в триасе, однако эффективный разрыв обнаружился лишь в меловом периоде. Такого рода преобразование суши, конечно, сказывалось на характере вращения планеты вокруг оси, на атмосферной циркуляции, особенностях морских течений. Все это, в свою очередь, отражалось на климате.

Органический мир реагировал на подобные преобразования поверхности планеты распространением покрытосеменных растений, изменением фауны рептилий, усилением видообразования среди млекопитающих.

Таким образом, среда биосферы не оставалась постоянной. В начальные моменты ее эволюции эти изменения, по-видимому, обусловили саму возможность развития материи в направлении жизни. В периоды критических ситуаций подобные изменения, как уже говорилось во второй главе, приводили к переоценке приспособленности различных групп организмов, что сопровождалось выми-



ранием одних и усиленным развитием других. Иначе говоря, перемены в организации абиогенной среды неизбежно отражались на организованности биосферы, способствуя повышению ее устойчивости. В конце концов это привело к тому, что главным фактором эволюции биосферы стала сама жизнь.

Ведущая роль жизнедеятельности организмов особенно наглядно обнаруживается с момента возникновения фотосинтеза. Восстановительная атмосфера преобразуется в окислительную, появляется озоновый экран. Из придатка газов атмосферы жизнь становится регулятором ее газового состава, в частности, регулятором баланса кислорода и углекислоты. Это все в большей степени начинает сказываться на температурном режиме поверхности Земли: снижение содержания углекислоты ведет к выхолаживанию, повышение — к подъему температуры.

Завоевание суши сопровождается существенным преобразованием верхнего слоя атмосферы — образованием почвы, играющей важную роль в развитии растительного покрова. Широкое расселение организмов по поверхности суши и в океане обеспечило возможность сохранения жизни вопреки влиянию космоса и геологическим преобразованиям наружной оболочки планеты.

В настоящее время главным фактором, определяющим дальнейшее направление эволюции биосферы, становится человеческая деятельность.

Говоря коротко, в ходе развития биосферы происходит смена трех категорий ведущих факторов: взаимодействие абиогенных веществ и процессов, взаимодействие организмов (дарвиновская борьба за существование), социальные взаимодействия людей в процессе производства.

Поскольку современная биосфера сформировалась в основном под воздействием биотических факторов (дарвиновская борьба за существование), особое значение для понимания ее эволюции приобретают исследования факторов эволюции органического мира.

### Ламарк и Дарвин

На вопрос о том, какие факторы обуславливают развитие жизни, смену ее форм, ведущую к прогрессу, различные исследователи отвечали по-разному. Одни, вслед



за автором первой теории эволюции знаменитым французским ученым Ж. Ламарком, в качестве главных эволюционных факторов называют врожденную тенденцию к самосовершенствованию — фактор явно нематериальной природы — и приспособление к среде путем наследования приобретенных при жизни признаков.

Факты неравномерности в развитии разных видов, частые случаи вымирания не только отдельных видов, но и более крупных таксонов (родов, семейств, отрядов, классов) противоречат подобным представлениям. В самом деле, если свойством живого является прогрессивное совершенствование организации, почему это свойство не проявляется у всей живых существ? Вторая составная часть теории Ламарка — учение о наследовании приобретенных при жизни признаков — довольно скоро была отвергнута критически мыслящими учеными, так как противоречила знаниям о механизме наследования.

Другие ученые, последователи Ч. Дарвина, особое значение придают изменчивости, наследственности, борьбе за существование и естественному отбору, полностью отвергая факторы нематериального порядка. В итоге работ этой группы исследователей накоплен огромный фактический материал, позволяющий выяснить роль различных явлений в эволюции гораздо более полно, чем это было сделано во времена Дарвина. В монографиях И. И. Шмальгаузена (1938, 1939, 1946, 1958), Дж. Хаксли (1963), Т. Добжанского (1953, 1970), Н. П. Дубинина (1966), Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. Н. Воронцова, А. В. Яблокова (1969), К. М. Завадского (1968), Э. Майра (1974), Е. Б. Форда (1975), в сборнике «Современные проблемы эволюционной теории», а также в других книгах и статьях детально анализу подвергнут фактический материал, накопленный сторонниками дарвиновского объяснения эволюции.

Американскому генетику С. Райту (1931) принадлежит первая попытка количественной оценки значения в эволюции изменчивости, величины популяции, степени изоляции, роли отбора и ряда других эволюционных факторов. Ученый пришел к выводу о необходимости их совокупного действия. К аналогичному заключению пришло большинство исследователей, пытающихся решать проблему эволюции органического мира с дарвиновских позиций.



Лагерь дарвинистов не был однородным. В частности, начиная с теоретических статей А. Вейсмана, стало развиваться течение неodarвинизма, представители которого сводили роль среды до роли сортировщика возникающих независимо от нее наследственных изменений.

Огромный вклад в развитие дарвиновской концепции эволюции внесла генетика. Интересно, что в первые годы своего бурного развития генетика оказалась в лагере антидарвинизма. Лишь в конце 20 — начале 30-х годов С. С. Четвериков в нашей стране, Р. Фишер, Д. Холдейн в Англии и С. Райт в США пришли к выводу, что генетика не только не противоречит дарвинизму, но может служить ему надежным фундаментом. Из этих работ развилось особое направление исследований, получившее название генетической теории естественного отбора или учения о микроэволюции. Под микроэволюцией понимаются генетические процессы, происходящие внутри вида, завершающиеся образованием разновидностей, а затем и новых видов. Главные факторы микроэволюции — наследственная изменчивость и естественный отбор.

### Категории внутривидовой изменчивости

Из представлений о генотипе и фенотипе следует, что существуют три основные категории внутривидовой изменчивости.

1. Генотипическая изменчивость — в основном изменчивость ДНК. Ее источник — мутации. Так называют стойкие, передающиеся из поколения в поколение изменения генов или перестройки хромосом и хромосомных комплексов. Различные генные мутации могут при скрещиваниях комбинироваться между собой, увеличивая размах генотипической изменчивости. Вслед за пионерскими работами С. С. Четверикова (1926), обнаружившего в дикой популяции мух дрозофил огромное наследственное разнообразие, многочисленные исследователи показали, что это не исключительный случай, а общебиологическое явление. Все изученные дикие виды растений и животных оказались буквально насыщенными мутационными изменениями генов. Электрофоретическое разделение близких форм белков позволило Р. Левонтину Дж. Хабби (1966) и их многочисленным последователям обнаружить в популяциях различных организмов боль-



шее разнообразие ферментативных белков, также свидетельствующее об огромном внутривидовом наследственном полиморфизме. Наследственное многообразие диких популяций организмов — хорошо установленный факт.

2. Изменчивость, вызванная неоднородностью условий развития. Такая изменчивость называется модификационной.

3. Изменчивость фенотипическая, т. е. изменчивость конкретных признаков развивающихся организмов, в которой находят выражение и разнообразие генотипов, и неоднородность условий развития.

### Микроэволюция

Для осуществления микроэволюции решающую роль играет, конечно, генотипическая изменчивость. Четкое изложение закономерностей микроэволюции дано Н. В. Тимофеевым-Ресовским, Н. Н. Воронцовым, А. В. Яблоковым (1969). Ученые прежде всего выделили несколько категорий элементарных эволюционных событий: эволюирующая единица, эволюционное явление, эволюционный материал, эволюционные факторы, пусковые механизмы эволюции и видообразования.

Элементарная эволюирующая единица — популяция, т. е. совокупность особей одного вида, ограниченная определенным ареалом обитания и в силу этого выступающая как некоторое единство. Для популяции видов, размножающихся половым путем, характерна принципиальная возможность свободного скрещивания между всеми входящими в ее состав половыми партнерами.

Представление о популяции как об элементарной эволюирующей единице принципиально отличает дарвиновское понимание эволюции от ламарковского. У Ламарка и его последователей элементарной эволюирующей единицей была особь.

Под элементарным эволюционным явлением понимается стойкое изменение наследственного состава популяции. Элементарный эволюционный материал — это различного рода мутации и их комбинации. Ведь в конечном итоге стойко сохраняющиеся новые наследственные особенности всегда связаны с преобразованиями в генотипе. Изменения же генотипа происходят путем различного рода мутаций и их сочетаний.



Для возникновения стойких эволюционных сдвигов требуется деятельность, по крайней мере, четырех категорий элементарных эволюционных факторов. К таковым относятся: мутационный процесс, флуктуаций численности особей, называемые «волнами жизни», изоляция и естественный отбор.

Мутационный процесс поставляет элементарный эволюционный материал. Однако сам по себе он еще недостаточен для осуществления эволюции, так как, во-первых, мутации происходят в самых различных направлениях и, во-вторых, многие из них обладают деструктивным эффектом. Под влиянием одного мутационного процесса следует ожидать не возникновения чего-то нового, а разрушения уже приобретенного.

Флуктуации численности особей наблюдаются в больших или меньших масштабах во всех естественных популяциях. В результате этих флуктуаций возможно быстрое повышение численности особей, несущих какой-либо новый признак. Однако и этот фактор не способен придать наследственным преобразованиям популяции определенное направление.

Важный фактор эволюции — изоляция. Совершенно очевидно, что без изоляции особей с вновь возникшим признаком от особей популяции прародительской невозможно образование новых форм. Изолирующие механизмы по своей природе различны. Это могут быть и пространственная изоляция, и сезонная, и изоляция, возникшая на основе появления у части особей новых особенностей поведения и т. п.

Последний и один из самых важных эволюционных факторов — естественный отбор.

Согласно И. И. Шмальгаузену, естественный отбор постоянно выступает в двух формах — движущего и стабилизирующего. В результате движущей формы естественного отбора происходит закономерное изменение популяции в определенном направлении. В качестве примера можно привести вытеснение темным мутантом бабочки березовой пяденицы исходной светлой формы. Более 100 лет назад, в 1848 г., в Англии, близ Манчестера, наряду со светлоокрашенными бабочками этого вида изредка обнаруживались темноокрашенные. В сельской местности светлая окраска оказывается для березовой пяденицы защитной: бабочки почти совсем сливаются с



заросшей лишайниками корой деревьев, на которых сидят днем, — птицы их не замечают. Темноокрашенная мутантная форма, наоборот, резко выделяется на светлом фоне и становится легкой добычей птиц. В промышленных районах в связи с загрязнением стволов деревьев копотью темноокрашенные бабочки получают преимущество и сравнительно быстро вытесняют светлых. Процесс не ограничился березовой пяденицей. Из 760 видов английских бабочек за последнее столетие сменили светлую окраску на темную 70 видов ночных бабочек. То же явление происходит в промышленных районах Франции, Чехословакии, Канады, США.

Стабилизирующий отбор, не изменяя в принципе признаков организмов, совершенствует процессы индивидуального развития особей. Органы, изменчивые под влиянием изменчивости внешних факторов (если эти органы существенны при всех условиях среды), в итоге стабилизирующего отбора будут становиться более устойчивыми, менее зависимыми от их колебаний.

В качестве «пусковых механизмов», направляющих эволюцию популяции в ту или иную сторону, обычно называют или возникновение новых наследственных особенностей, сразу выводящих популяцию на более широкую эволюционную арену, или преобразование среды жизни.

Возникает вопрос, в какой мере факторы, ответственные за микроэволюцию, действующие в пределах популяции, достаточны для эволюционного преобразования видов, т. е. для процесса, обозначаемого понятием «макроэволюция». Различные исследователи отвечают на этот вопрос по-разному. Согласно представлениям одних, «итоги макроэволюционных преобразований организмов есть следствие процессов микроэволюции, которые аккумулируются на протяжении достаточного времени и дают качественные переломы при происхождении новых форм»<sup>1</sup>. По мнению других, микроэволюционный процесс ограничивается процессами внутри вида: для возникновения нового вида из старого требуются факторы, отличные от действующих внутри вида. Одним из первых авторов, выдвинувших проблему различия факторов микро-

<sup>1</sup> Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966, с. 654.



и макроэволюции, был крупный советский генетик Ю. А. Филипченко (1923).

Доказательству принципиального отличия микро- и макроэволюции посвятил монографию известный немецкий генетик Р. Гольдшмидт — автор классических исследований эволюции природных популяций непарного шелкопряда. В течение многих лет он выступал в качестве сторонника принципиального сходства процессов микро- и макроэволюции, считая, что по мере накопления мутаций эволюирующая популяция удаляется от исходной формы, постепенно перешагивая границы вида, рода, семейства и т. д. В книге, вышедшей в 1940 г., он, однако, пишет: главное содержание этой книги — показать, что факторы микроэволюции недостаточны для понимания макроэволюции. Отвергая гипотезу наследования приобретенных при жизни признаков, Гольдшмидт выдвигает представление о системных мутациях, под которыми он понимает крупные внутрихромосомные перестройки, позволяющие мутантам сразу перескочить барьер, отделяющий один вид от другого. Ему также принадлежит идея о «перспективных уродах», т. е. мутациях, изменяющих сразу большое число органов. Гольдшмидт цитирует крылатое выражение крупного немецкого палеонтолога Шиденвольфа: «Первая птица вылупилась из яйца рептилии».

Как обстоит дело в действительности?

Представление о единообразии закономерностей микро- и макроэволюции развилось на базе генетической теории естественного отбора. Ценность этого направления — в количественной трактовке эволюции. Такие явления, как мутационный процесс, естественный отбор, получили названия «мутационное давление», «селекционное давление» и т. д. Эволюционный процесс стал рассматриваться как взаимодействие случайных генетических явлений (мутации, рекомбинации, оплодотворение, степень изоляции) с направляющей функцией естественного отбора.

Так как в ходе эволюции существенную роль играют и случайные явления, генетическая теория естественного отбора позволяет объяснить некоторые стороны эволюционного процесса. Не следует, однако, преувеличивать значение этих сторон. Нельзя не согласиться с И. И. Шмальгаузом, писавшим: «Несмотря на большое



значение уже достигнутых результатов, подобные исследования не вскрывают всего механизма эволюции и не дают полного объяснения его закономерностей. При таком подходе в тени остается индивидуальное развитие организмов, ведущее к реализации фенотипа. Так как именно фенотипы являются активными носителями жизни и объектами естественного отбора, то ход индивидуального развития не может не иметь значения для эволюции. И, наконец, самое главное, в генетической теории естественного отбора не видно организма как такового с его активной борьбой за свою жизнь. Понятие борьбы за существование, лежащее в основе теории Дарвина, совершенно выпало. Естественный отбор выступает как внешний фактор, а сам организм — как пассивный объект, с которым оперирует естественный отбор. Это не является верным отражением действительных отношений»<sup>2</sup>.

Генетическая теория естественного отбора — очень удобная и полезная абстракция, позволяющая оценивать роль различных факторов в дифференциации вида на географические расы, в сохранении внутривидового разнообразия и т. д. К сожалению, однако, она не дает ответа на вопрос о том, что же определяет направление эволюционных преобразований видов.

Это направление определяется местом в биосфере. Даже классический пример микроэволюции — вытеснение темным мутантом светлых форм березовой пяденицы — показывает, что изменение в направлении эволюции вызвано изменениями, внешними по отношению к эволюирующей популяции. Поэтому обсуждение вопроса о взаимоотношении микро- и макроэволюции придется отложить до конца этой главы.

### **Фенотипическая форма наследственной изменчивости**

Роль условий среды (места в биосфере), однако, не ограничивается только изменением направления отбора. Участвуя в формировании фенотипа, факторы среды накладывают определенный отпечаток на форму проявления наследственной генотипической изменчивости. О генотипической изменчивости мы обычно судим по разнообразию признаков фенотипа, поэтому она неизбежно отра-

<sup>2</sup> Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968, с. 39.



жает закономерности формирования фенотипов. В сравнительной анатомии и эмбриологии животных и растений можно найти большое количество примеров такого рода закономерностей. Скажем, наличие сходства в индивидуальном развитии растений, принадлежащих даже к относительно отдаленным таксонам, обнаруживается в сходном выражении мутаций, в том что Н. В. Вавилов обобщил в виде закона гомологических родов в наследственной изменчивости. Такого же рода параллелизм в наследственной изменчивости проявляется при исследовании закономерностей образования окраски у многих млекопитающих. Например, у многих видов встречаются альбиносы. Они характеризуются тем, что у них не обнаруживают мутации окраски. У бескрылых насекомых невозможно учитывать генотипические изменения, проявляющиеся как изменения формы крыловой пластинки, ее размера, характера жилкования. В генотипической изменчивости всегда отражаются особенности формирования фенотипа, закономерности онтогенеза. Большую роль играют внешние условия, влияющие на развитие тех или иных признаков. Советский генетик О. В. Гаркави в 1928 г. показал, что в условиях хорошего содержания и кормления обнаруживаются существенные различия в молочной продуктивности коров, не проявляющиеся при скудном кормлении. Более того, коровы, средние по продуктивности в одних условиях, в других оказались высокопродуктивными. Иначе говоря, одни и те же наследственные особенности в разных условиях развития, изменяющих фенотип, проявляются по-разному.

Обобщение большого литературного материала, в частности работ наших выдающихся генетиков Н. В. Тимофеева-Ресовского (1925), Б. Л. Астаурова (1927) и А. Н. Промптова (1929), а также собственные исследования привели автора этих строк в 1934—1935 гг. к следующим выводам. Своеобразие каждого генотипического изменения определяется конкретными особенностями фенотипа. Изменение фенотипа путем генотипических изменений или в результате воздействия какого-либо фактора среды, например температуры, питания, влияет на характер проявления наследственных изменений. Поэтому специфика генотипической изменчивости двойственна по своей природе. С одной стороны, имеется первичная специфичность, связанная с закономерностями изменчивости



хромосом или их аналогов у низших организмов, с другой — вторичная, обусловленная тем, что первичная специфичность в разных типах развития реализуется по-разному. Следует говорить о действительной генотипической изменчивости и о ее фенотипической форме.

В эволюции органического мира и практике селекции наследственная изменчивость всегда выступает в фенотипической форме. Поэтому эта форма оказывается весьма существенной при определении возможного направления исторических преобразований видов и пород.

### Отбор в различных условиях проявления признаков

Проблема соотношения наследственного и ненаследственного, представляющая собой теоретический интерес, имеет огромное практическое значение. Это проблема роли условий развития в селекции растений и животных. В 30-е годы, когда в нашей стране особенно остро встал вопрос о поднятии продуктивности животноводства и урожайности культурных растений, проблема роли условий развития в отборе обсуждалась среди широкого круга биологов, зоотехников, растениеводов, селекционеров. Нужны были какие-то новые подходы и точные эксперименты. На основе высказываний наших крупнейших биологов Н. К. Кольцова, А. С. Серебровского, Б. П. Токина автору удалось сформулировать конкретную тему, доступную экспериментальной разработке, — «Отбор в различных условиях проявления признаков».

Теоретической основой исследований роли условий развития в отборе послужили высказывания Иогансена о генотипе и фенотипе. Представление о фенотипической форме наследственной изменчивости неизбежно ведет к следующему выводу: отбор даже по одному и тому же признаку в разных условиях его развития должен приводить к существенно различным результатам. Теоретический вывод был проверен экспериментально путем отбора в наследственно-неоднородных (гетерогенных) культурах мушки-дрозофилы на максимальное проявление мутации «безглазие» в разных условиях развития (рис. 37). Этот признак характеризуется более сильным проявлением при развитии личинок на свежем корме и более слабым на корме, измененном жизнедеятельностью личинок. При максимальном проявлении признака мухи



совершенно лишены глаз, при слабом проявлении глаза приближаются по внешнему виду к нормальным. Признак очень изменчив: нередко случаи асимметричного проявления, в результате чего некоторые мухи имеют только один глаз. При отборе на большее проявление признака использовались культуры, в которых безглазие было выражено сильнее. Отбор на безглазие при воспитании на свежем корме повысил проявление признака, в культурах появилось большее количество безглазых мух. Однако реакция на старый корм существенно не изменилась: про-



Рис. 37. Изменчивость проявления мутации безглазия у мухи дрозофилы

а, б — головы мух с нормальными глазами, в—е — мутации безглазия

явление признака в этом случае оставалось более низким, чем при развитии на свежем корме (рис. 38).

Иной результат получился в итоге отбора на безглазие при развитии мух на старом корме, измененном жизнедеятельностью личинок. Не только повысилось проявление признака, но изменилась норма реагирования на внешние условия: проявление безглазия на старом корме сделалось более сильным, чем на свежем. Ясно, что при отборе на безглазие в условиях старого корма сохранились не те наследственные особенности, которые проявились при отборе на свежем корме. Следовательно, условия, в которых велся отбор, материализовались в виде особенностей генотипа, специфического характера реакции генотипа на факторы среды. В 1935 г. автором был обнаружен простейший механизм перехода информации о специфичности среды в генотипическую информацию нормы реагирования. Английский биолог С. Уоддингтон (1961), анализируя сходные процессы, применил для их обозначения выражение «генетическая ассимиляция». Значительно лучше отражает суть явлений термин «феногенез», т. е. возникновение в ходе отбора новых признаков в результате перехода специфичности среды в

специ  
ноген  
тающ  
В на  
ожид  
проя  
Д  
и оп

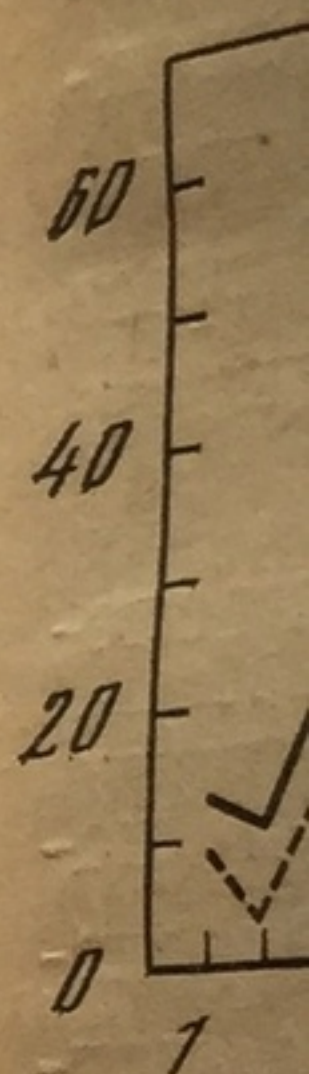


Рис. 38.

а — отбо  
ления;  
явление  
процент

тическ  
чивост  
ческая  
дят ст  
изменч  
никаю  
вполне  
модиф  
экспер  
ления  
старом  
генотип  
фенотип  
отбора.  
фенотип  
ной, ок  
Насл  
мосом



специфичность нормы реакции. Было показано, что фенотипизация имеет место только в том случае, когда подвергающаяся отбору культура наследственно гетерогенна. В наследственно однородных линиях, как и следовало ожидать, никаких преобразований нормы реагирования не происходило.

Дарвин подразделил изменчивость на неопределенную и определенную. В соответствии с современными гене-

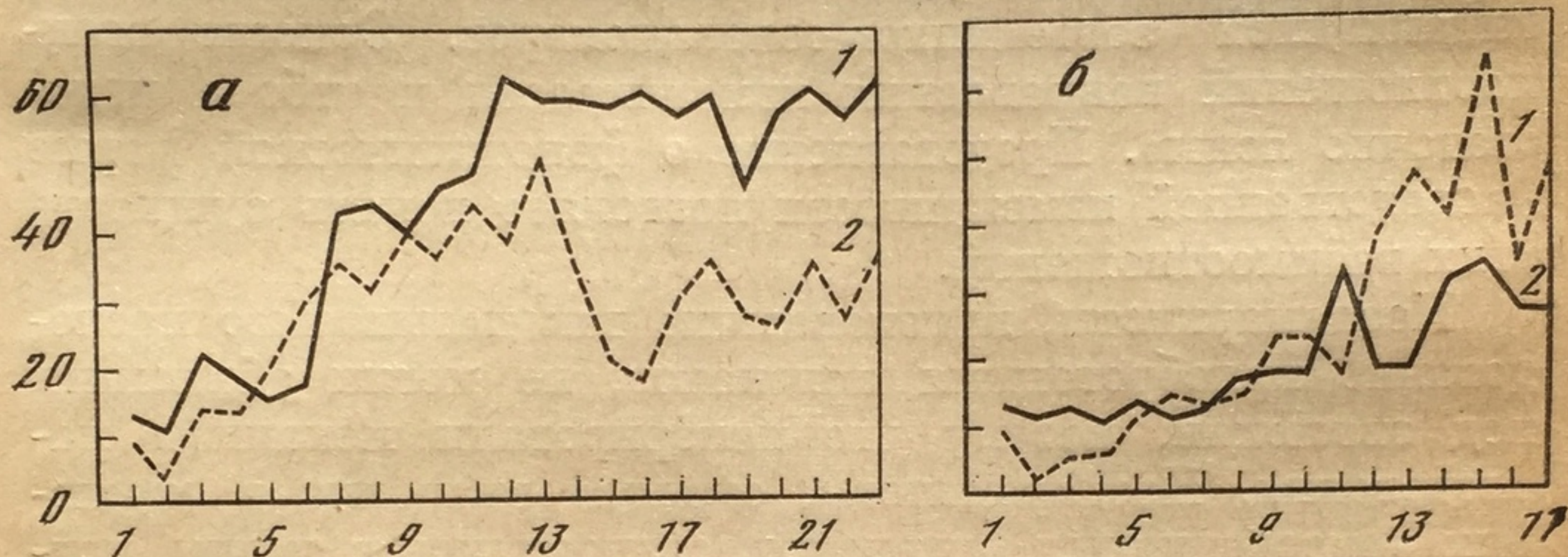


Рис. 38. Отбор в различных условиях проявления признака

а — отбор в первые дни вылупления, б — отбор в последние дни вылупления; сплошная линия — проявление в первые дни, пунктирная — проявление в последние дни; на абсциссе — поколения отбора, на ординате — процент проявления безглазия

тическими представлениями неопределенная изменчивость — это, главным образом, изменчивость генотипическая (изменчивость ДНК). На ее основе происходят стойкие изменения нормы реакции. Определенная изменчивость охватывает класс изменений фенотипа, возникающих в основном под воздействием каких-либо вполне определенных факторов среды; это ненаследуемые модификационные изменения. В рассмотренном выше эксперименте определенным является изменение проявления безглазия при переходе от свежего корма к старому. Изменив форму проявления неопределенной генотипической изменчивости, определенное изменение фенотипа изменило ход и, соответственно, результат отбора. Поэтому определенная изменчивость, придавая фенотипическую специфику изменчивости неопределенной, оказывается в ходе эволюции весьма существенной.

Наследственная изменчивость как изменчивость хромосом не идет в направлении отбора. Однако, поскольку



отбор изменяет конкретные признаки, он открывает все новые возможности обнаружения наследственных изменений как раз на фоне изменяющихся признаков. Поэтому фенотипическая форма наследственной изменчивости будет следовать за изменяющим фенотип отбором. Академик Д. К. Беляев<sup>3</sup> пишет: «В некоторых исследованиях получены факты, свидетельствующие о том, что наследственная изменчивость идет в направлении действия отбора. Аналогичные данные получены в исследованиях выдающихся зоотехников-селекционеров. Основы взаимоотношений направления изменчивости и отбора недостаточно ясны». Представление о фенотипической форме наследственной изменчивости позволяет понять сущность этих взаимоотношений.

Неоламаркисты, признававшие так называемое наследование приобретенных признаков, не могли объяснить ход эволюции, потому что игнорировали механизм наследования. Неодарвинисты, отрицая значение в эволюции ненаследуемых признаков, становились в тупик, когда дело доходило до выяснения причин возникновения и развития фактически ненаследуемых приспособительных реакций, согласованности в развитии частей развивающегося организма. Представление о ненаследственном (фенотипическом) как о форме развития наследственного (генотипического) позволяет избежать ограниченности обеих противостоящих концепций. Эволюция наследственного осуществляется лишь с помощью ненаследственного. Эволюируют не отдельные признаки, а способы использования внешней информации; среда — не только оценщик и сортировщик признаков, она и создатель самого эволюирующего материала.

Один из основателей генетики, немецкий ученый Э. Баур, еще в 1911 г. писал: «Приспособление организма заключается не в определенной форме, окраске, структуре и т. д., но только в том, что он с наибольшей для себя выгодой изменчив под влиянием тех внешних условий, в которых он живет. Поэтому когда мы задаемся вопросом, хотим выяснить, как возникли конечные свойства организма, то в основном вопрос всегда формулиру-

<sup>3</sup> Беляев Д. К. О генотипических принципах в селекции животных. — В кн.: Материалы и рекомендации Всесоюзной конференции по улучшению племенного дела в животноводстве. М.: Колос, 1966, с. 48.



ется так: как возникла выгодная способность модифицирования»<sup>4</sup>.

Вопрос можно поставить и так: как происходит в эволюции поглощение специфической внешней информации, обеспечивающей приспособляемость к среде? Проведенные эксперименты с отбором в различных условиях проявления признака позволяют дать такой ответ: в процессе отбора сохраняются конкретные способы взаимодействия организмов со средой. Среда — не только фактор отбора, она ответственна и за особенности отбираемого материала.

Совершенно очевидно практическое значение полученных данных. Каждый новый фактор (стимулятор, воздействие каким-либо физическим агентом, новый прием ухода, кормления, тренировки, удобрения), меняя определенным образом признаки и, следовательно, фенотипическую форму неопределенной изменчивости, открывает новые возможности селекции. Достижения физиологов превращаются в базу плодотворной работы селекционеров. Поскольку «ранги племенной ценности животных в разных условиях среды не совпадают... при разных внешних условиях, отбор ведет к формированию разных в племенном отношении групп животных»<sup>5</sup>. И в этом случае специфика среды через отбор неизбежно будет перекодироваться в специфику нормы реагирования, т. е. будет происходить то же самое, что было нами обнаружено в экспериментах с отбором на проявление безглазия в разных условиях.

### Стабилизация признаков

Иогансен обратил внимание на то, что некоторые признаки более непосредственно выявляют свою генотипическую обусловленность, ибо они всегда появляются, если организм вообще может существовать, в то время как другие признаки появляются только при особых условиях среды. Из этого иногда делается вывод о различной степени генотипической обусловленности различных признаков. Более того, наблюдая в природе случаи стабили-

<sup>4</sup> Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1911, S. 262.

<sup>5</sup> Беляев Д. К. О генотипических принципах в селекции животных, с. 48.



зации признаков, отдельные исследователи пришли к заключению о замене в процессе эволюции ненаследственных изменений аналогичными наследственными. Это роковое заблуждение ведет свое начало от примитивных представлений о наследственности как о передаче признаков или каких-то зачатков признаков. В конце прошлого века оно нашло теоретическое обоснование в работах английского биолога Ф. Гальтона о наследовании роста и других легко измеримых особенностей.

После работ Иогансена, выступавшего с критикой представлений Гальтона, стало очевидным, что наследуются не признаки фенотипа, а лишь норма реагирования, обусловленная строением зиготы и прежде всего структурой ДНК. С этой точки зрения, гипотеза замены ненаследственных изменений аналогичными наследственными оказывается беспочвенной. Изменения нормы реагирования не могут быть аналогичны изменениям одного или нескольких признаков, т. е. частному проявлению нормы реакции. Если же пользоваться словом «замена», то следует говорить, что в эволюции происходит замена одной нормы реагирования другой, а не признака нормой реагирования.

Как справедливо заметил Иогансен, организмы характеризуются двумя категориями признаков, относительно постоянными в изменчивых условиях среды и изменчивыми. Постоянство некоторых признаков, их относительная независимость от колебаний внешних факторов определяются, однако, не степенью генотипической обусловленности (все признаки генотипически обусловлены), а самой приспособительной ценностью постоянства. Организму нужен глаз, чтобы видеть. Его приспособительное значение не меняется при изменении условий развития. Поэтому он будет развиваться как признак с большим пороговым эффектом и в силу этого будет мало зависеть от колебаний внешних факторов.

Как показал И. И. Шмальгаузен, стабилизация признака достигается в итоге формирования в онтогенезе сложных коррелятивных зависимостей, удерживающих развитие признака в определенных рамках.

Значение внутренних связей как инструмента достижения стабильности легко показать с помощью элементарного примера. Пусть изменчивость какой-либо части  $x$  под влиянием разнообразия внешних факторов выража-

ется величиной  $\sigma_x$   
личной  $\sigma_y$   
ет орган  
тарной  
 $+ 2r\sigma_x\sigma_y$   
зующий  
При  $r=$   
 $= \sigma_x^2 + \sigma_y^2$   
ганы  $x$  и  $y$   
При  $r=$   
ду  $x$  и  $y$ ,  
органа  $x+$   
 $x$  и  $y$ , даже  
При  $r=$   
одни и те  
ми,  $\sigma_{x+y}=$   
вится мень  
ности. Если  
 $\sigma_x = \sigma_y$ , то  
гана  $x+y$ ,  
характер с  
под влияни  
стабильност  
«наличие с  
координати  
сительная а  
следовательно  
гировать на  
ренных связ  
ренция разн  
принимаемо  
Корреля  
тономность  
ражающийс  
вуют обнару  
нений, разн  
мухи дрозо  
Температура  
вливают на е  
нам мутация  
Эшби У. Р. К



ется величиной  $\sigma_x$ , а изменчивость другой части  $y$  — величиной  $\sigma_y$ . В результате взаимодействия  $x$  и  $y$  возникает орган  $x+y$  с изменчивостью  $\sigma_{x+y}$ . Согласно элементарной вариационной статистике  $\sigma_{x+y}^2 = \sigma_x^2 + \sigma_y^2 + 2r\sigma_x\sigma_y$ , где  $r$  — коэффициент корреляции, характеризующий интенсивность связи между частями  $x$  и  $y$ .

При  $r=0$  (при отсутствии связи между  $x$  и  $y$ )  $\sigma_{x+y}^2 = \sigma_x^2 + \sigma_y^2$ , т. е. орган  $x+y$  более изменчив, чем органы  $x$  и  $y$  по отдельности.

При  $r=1$ , т. е. при полной положительной связи между  $x$  и  $y$ ,  $\sigma_{x+y}^2 = (\sigma_x + \sigma_y)^2$  или  $\sigma_{x+y} = \sigma_x + \sigma_y$ . Изменчивость органа  $x+y$  существенно выше, чем изменчивость частей  $x$  и  $y$ , даже выше, чем при  $r=0$ .

При  $r=-1$ , т. е. когда части  $x$  и  $y$  реагируют на одни и те же воздействия противоположными реакциями,  $\sigma_{x+y} = \sigma_x - \sigma_y$ . Изменчивость органа  $x+y$  становится меньше, чем изменчивость частей  $x$  и  $y$  по отдельности. Если величина изменчивости  $x$  и  $y$  одинакова:  $\sigma_x = \sigma_y$ , то при  $r=-1$  изменчивость производного органа  $x+y$ , т. е.  $\sigma_{x+y}$ , будет равна нулю. Следовательно, характер связи взаимодействующих частей, изменчивых под влиянием внешних факторов, ответствен за степень стабильности производного органа  $x+y$ . Иначе говоря, «наличие стабильности всегда предполагает известную координацию в действии частей друг на друга»<sup>6</sup>. Относительная автономизация в развитии отдельных органов, следовательно, зависит не от того, что они перестают реагировать на внешние факторы, а от возникновения внутренних связей в развитии частей. Происходит интерференция разнообразия, идущего из внешней среды и воспринимаемого различными частями по-разному.

Коррелятивные связи, обеспечивающие некоторую автономность в развитии структур, пороговый эффект, выражающийся в постоянстве формообразования, препятствуют обнаружению большого числа наследственных изменений, разрушающих структуры. Нормальный глаз у мухи дрозофилы развивается как постоянный орган. Температура, качество корма, влажность практически не влияют на его размеры. Но вот произошла уже известная нам мутация безглазия. Коррелятивный механизм нару-

<sup>6</sup> Эшби У. Р. Конструкция мозга. М.: ИЛ, 1962, с. 97.



шен. Автономность в развитии глаза утрачивается. Качество корма, температура, влажность и другие условия теперь оказывают влияние на формирование глаз. Многие мутации, например мутация, в результате которой на крыльях мухи появляются многочисленные вырезки, не затрагивают развитие нормального глаза, но влияют на развитие глаза с мутацией безглазия. Однако и проявление безглазия может быть стабилизировано отбором. Нами проводился отбор на постоянство проявления мутации в варьирующих условиях среды (1948). В результате отбора вскоре наступает стабилизация ранее измен-

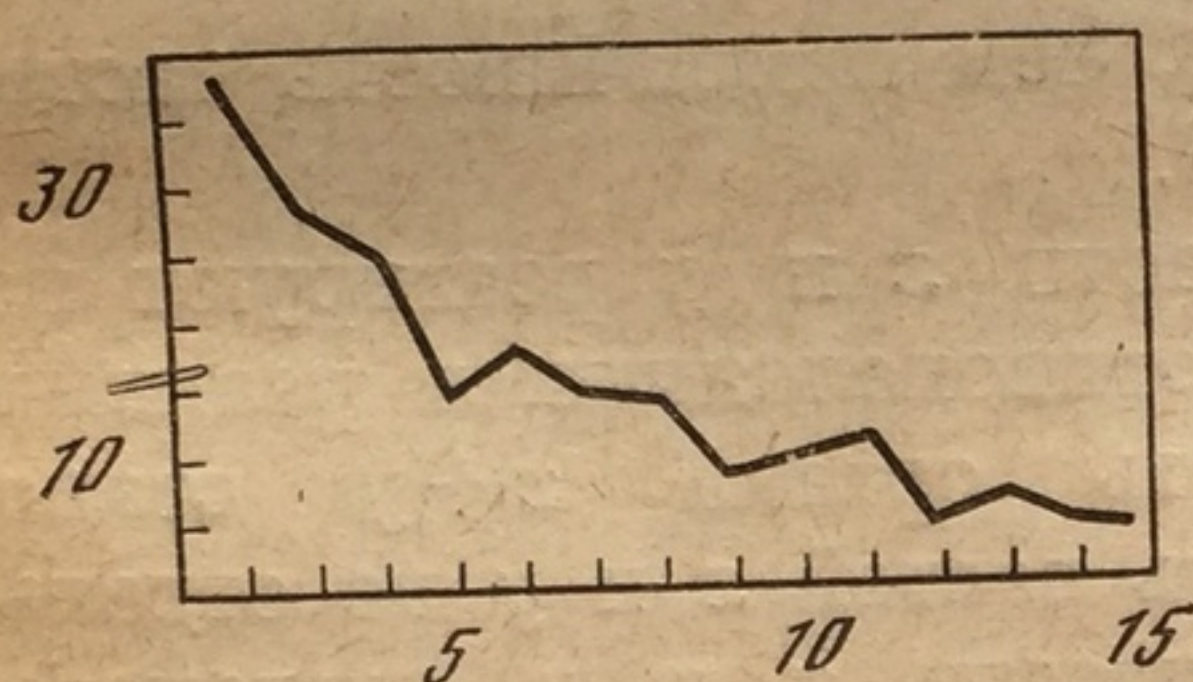


Рис. 39. Стабилизация признака при отборе на постоянство проявления в варьирующих условиях

На абсциссе — поколения отбора, на ординате — изменчивость признака в процентах

чивого признака. Константность признака возникла в изменчивых условиях развития в результате деятельности отбора, предъявляющего к организму одинаковые требования, вопреки изменчивым условиям развития (рис. 39).

Как было показано, повышение постоянства признака по отношению к внешним факторам стабилизировало его по отношению к наследственным изменениям. Сохраняя в варьирующих условиях лишь определенную форму проявления признака, естественный отбор неизбежно стабилизирует этот признак по отношению к внешним и внутренним факторам. Эксперименты со стабилизацией признака «безглазие» прекрасно подтверждают теорию стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена. Вместе с тем эти эксперименты позволяют понять генетический механизм подобной стабилизации. Информация о специфичности среды, в частности приспособительная ценность постоянства какой-либо структуры через отбор в наследственно неоднородной группе особей, перекодируется в специфику нормы реагирования, выражающуюся в данном случае через коррелятивные механизмы развития. Происходит интерференция изменчивости в результате установления коррелятивных связей между частями организма.



Относительная автономность в развитии важных органов, черты дискретности в онтогенезе, на которые одним из первых указал советский генетик А. А. Малиновский (которые неизбежно вытекают из кибернетической концепции адаптации), создают возможность эволюции норм реагирования при сохранении постоянства морфологического выражения признака.

Нормальные глаза у дрозофилы могут развиваться на основе нормального генотипа и генотипа с мутацией безглазия. Размер глаз дрозофилы из разных географических районов весьма сходен. Стоит, однако, ввести в генотипы дрозофил разного происхождения хромосому с мутацией безглазия, как обнаруживаются существенные различия в формировании глаз.

Стабильность органов — следствие коррелятивных связей, в известной степени изолирующих стабильные структуры от влияния других формообразовательных механизмов, генотипически обусловлена, как, впрочем, и их лабильность. Поэтому отбором неопределенных изменений можно не только синтезировать новые коррелятивные связи, но и разрывать старые, что было осуществлено в одном из опытов.

Мутация безглазия у дрозофилы проявляется не только как нарушение в развитии глаз, она обнаруживается также в пониженной плодовитости самок. Самки с наибольшим отклонением в строении глаз оказались наименее плодовитыми. В наследственно гетерогенных (неоднородных) культурах с мутацией безглазия нами был проведен отбор на плодовитость самок (1948). В двух линиях из трех повышение плодовитости сопровождалось ослаблением безглазия. В одной линии, однако, существенное повышение плодовитости привело к повышению проявления безглазия (рис. 40).

О чем это говорит? Во-первых, связь плодовитости с размером глаз не абсолютна и легко может быть нарушена. Во-вторых, признак, потерявший адаптивное (приспособительное) значение, легко может быть утрачен. Действительно, размер глаз у мух в условиях лабораторных культур, содержащихся в темноте, утратил приспособительное значение, выпал из-под контроля отбора, поэтому ничто не препятствовало его утрате. Информационная связь организма и среды через орган зрения была разорвана, что привело к исчезновению и самого органа.



Данные этого эксперимента хорошо моделируют наблюдающуюся в природе редукцию (уменьшение размеров или даже полное исчезновение) органов, ставших бесполезными. Так, известны случаи редукции органов зрения, пигмента у пещерных и некоторых глубоководных животных, многих органов внутренних паразитов, сильное упрощение органов чувств у животных, перешедших к сидячему образу жизни, исчезновение естественных инстинктов при одомашнивании и т. п.

Во всех случаях происходит в принципе то же, что произошло и в описанном опыте с мутацией безглазия:

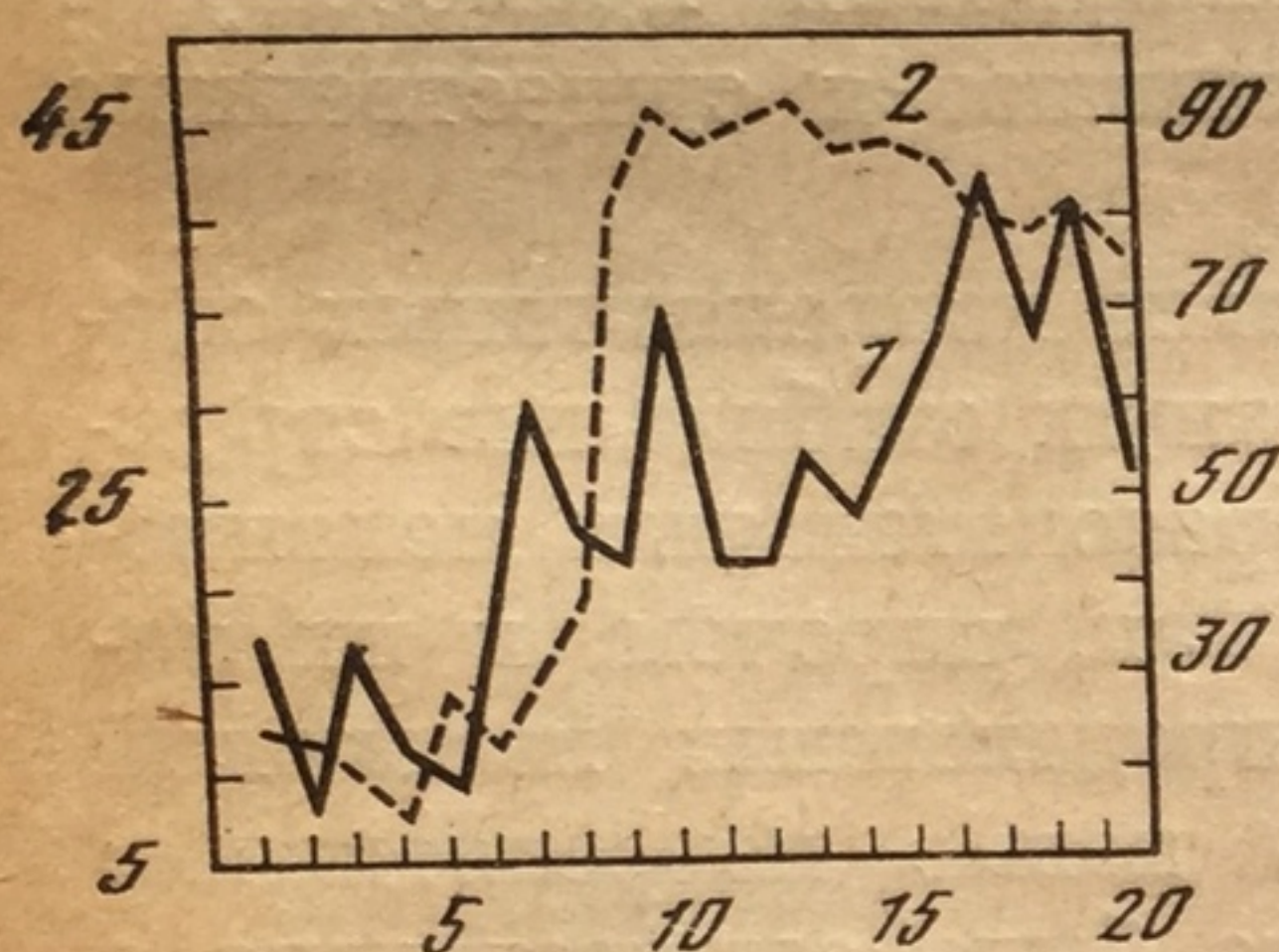


Рис. 40. Разрыв корреляции между размером глаз и плодовитостью у дрозофилы

1 — плодовитость, 2 — проявление безглазия; на абсциссе — поколения отбора самок на плодовитость, на ординате (слева) — проявление безглазия, на ординате (справа) — среднее число мух на культуру

специфичность среды через естественный отбор переходит в наследственную специфичность эволюирующей группы. Только здесь не приобретается что-то новое, а утрачивается уже имеющееся, но ставшее бесполезным.

Перестройка корреляций, синтезированных естественным отбором, в ряде случаев может встретиться с серьезными трудностями. Стабильный признак устойчив, и на его фоне наследственные изменения не обнаруживаются. Часто, однако, такой признак оказывается связанным с другим, более лабильным, например с какой-нибудь особенностью поведения. В этом случае отбор по лабильному признаку будет постепенно выводить и стабильный признак из-под охраны коррелятивного механизма, что в конце концов сделает возможным проявление наследственных различий и на его фоне. Этот метод с большим успехом используется Д. К. Беляевым и его сотрудниками в селекции пушных зверей.

#### Возникновение новых признаков

Опыты с гетерогенными в наследственном отношении культурами мушки дрозофилы показали, что отбором можно быстро: а) принципиально изменить норму реа-



гирования в соответствии с условиями среды, б) стабилизировать изменчивый признак, в) разорвать связи между признаками, ранее тесно связанными. Все эти случаи можно трактовать как перестройку, стабилизацию или утрату уже существующих структур и функций. Обнаружение механизма перехода специфичности среды в специфичность генотипа — феногенез — позволяет ставить вопрос о возможности возникновения подобным путем новых признаков, иначе говоря, об обогащении информационного содержания эволюирующей группы.

Основатель мутационной теории голландский ученый Гуго де Фриз полагал, что каждая мутация ведет к возникновению нового вида и эволюция представляет собой накопление мутаций. В действительности мутации лишь поддерживают наследственную гетерогенность эволюирующей группы. Мутационный процесс в основном сводится к изменению в хромосомах, которые не связаны непосредственно с признаками развивающегося организма. Мутации приобретают эволюционное значение, только изменяя те или иные признаки фенотипа, т. е. по своей фенотипической форме. Поэтому, изменяя фенотип, можно изменить и роль генов в дифференциации признаков.

Личинки дрозофилы плохо переносят низкую температуру. Менее трети (28,1%) четырехдневных личинок выживает в результате влияния  $0^{\circ}\text{C}$  в течение 17 часов. Как показали наши исследования (1941), пятнадцать поколений отбора на холодоустойчивость привели к 100%-ной выживаемости при этой температуре; после 30 поколений отбора на холодоустойчивость личинок воздействие нулевой температурой в течение 150 минут превратилось в фактор, стимулирующий развитие. Таким образом, отбор на холодоустойчивость изменил отношение к холоду. Фактор, явно вредный, постепенно сделался безразличным, а его слабые дозы начали стимулировать развитие. Перед нами процесс превращения вредного фактора в фактор нормального развития, моделирование широко распространенного явления озимости (рис. 41).

Новый признак возник не как мутация, а как ответ генотипов гетерогенной в наследственном отношении популяции на новый фактор среды. В такой популяции всегда найдутся генотипы, по-разному проявляющиеся на фоне каждого нового признака, каждой новой реакции. Все разнообразие генотипов неизбежно разбивается на три



категории: нейтральные, усиливающие и ослабляющие новую особенность. На основе первоначально мало специфической дифференциации постепенно создаются специфические взаимоотношения между популяцией и новым фактором среды. Из элементов «шума», каковым по отношению к признакам фенотипа является наследственная гетерогенность, под влиянием отбора постепенно создаются новые определенные реакции, приспособительные признаки, происходит обогащение информационного содержания организма. И в этом случае условия развития по-

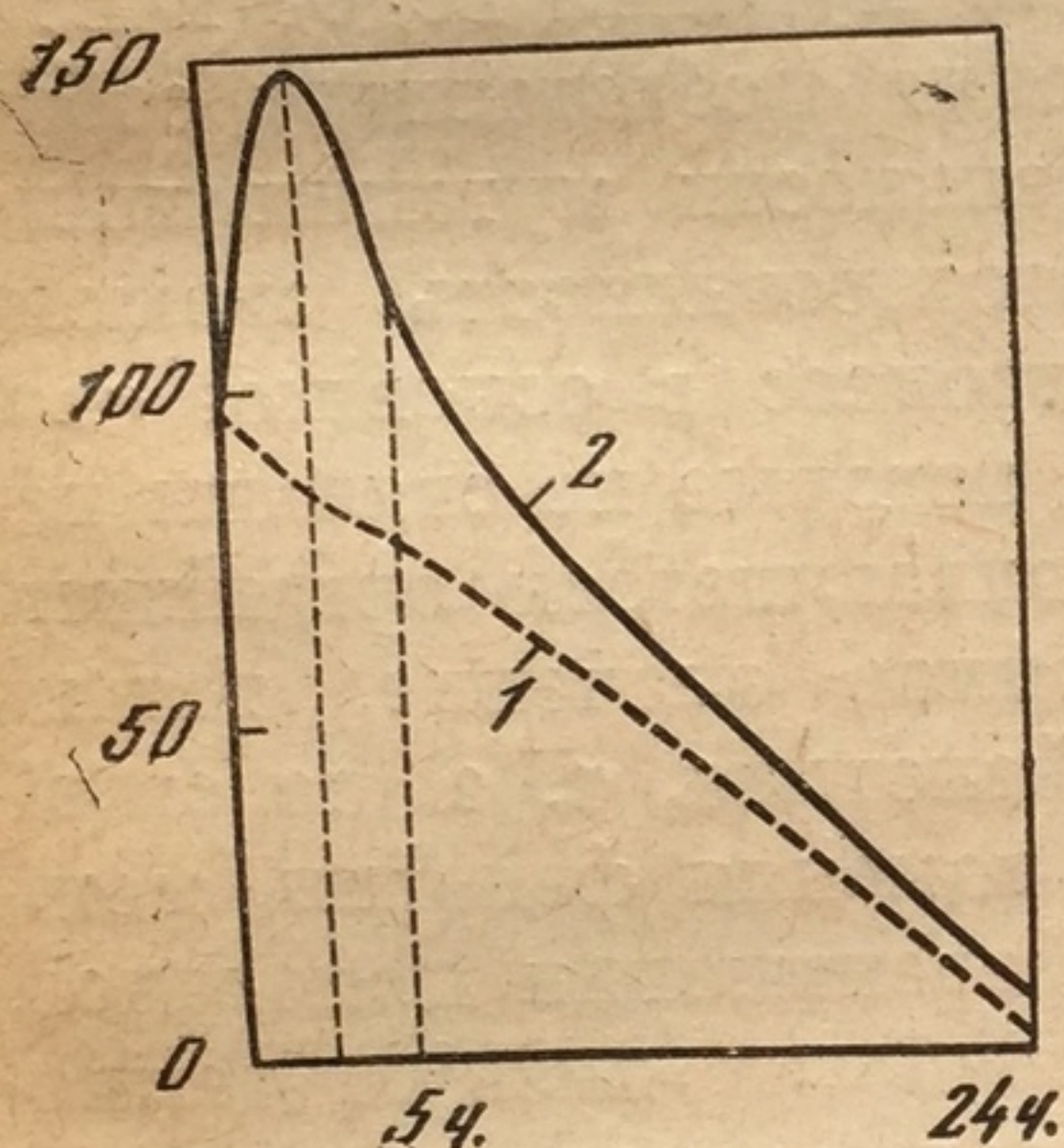


Рис. 41. Результаты отбора на холодоустойчивость личинок дрозофилы

1 — контрольная линия, 2 — линия, прошедшая отбор на холодоустойчивость; на абсциссе — продолжительность воздействия пониженной температурой на личинок (в часах), на ординате — относительная численность мух по сравнению с контролем (без охлаждения)

степенно как бы кристаллизуются в содержании генотипа, определяя новую норму его реагирования.

Попробуем, однако, подойти к этому выводу критически. Первое возражение: в описанном эксперименте с отбором на холодоустойчивость ничего нового не возникло. Устойчивость к холоду уже содержалась в исходных популяциях, и отбор лишь выявил то, что имелося до него. Это возражение было бы справедливо в том случае, если бы существовали специальные гены холодоустойчивости, зимостойкости и прочих физиологических свойств. Но таких генов нет и не может быть! Холодоустойчивость — фенотипический признак, возникший в результате отбора генных комбинаций, обуславливающих холодоустойчивость в данных условиях развития. Могла ли холодоустойчивость возникнуть без отбора по этому признаку? В принципе могла бы. Однако вероятность подобного события равна вероятности получения осмысленной фразы, если вынуть наудачу несколько десятков букв. Вслед за

К. А. Тим  
можно ска  
отбора был  
признак, по  
жизнь в усл  
погибало.  
Второе  
развития в от  
ве фактора от  
Что такое  
способность  
влиянием холо  
менчивости на  
чем на фоне об  
довательно, не  
изменяющий сп  
суть. При измен  
ется форма выр  
изменчивости. Та  
живают формы  
среды. Поэтому о  
мощью отбора  
Происходит погло  
ции — феногенез.  
В эксперименте  
чинок дрозофилы,  
весьма примечател  
вреждающего факт  
тие. Аналогичный  
при отборе на повь  
товым лучам в раз  
носцев (одноклеточ  
первоначально явн  
вие ультрафиолетом  
вратился в процес  
лучам в фактор, сти  
Опыты с отбором  
на резистентность к  
руют свойство попул  
но быстро осваивать  
на первоначально по  
развития. В истории  
обеспечило биоте спо



К. А. Тимирязевым (1891) и Н. К. Кольцовым (1927) можно сказать, что отбор сделал возможным то, что без отбора было бы весьма маловероятным. Возник новый признак, новое приспособление, позволяющее мухам выживать в условиях, в которых ранее большинство из них погибало.

Второе возражение касается оценки роли условий развития в отборе. Ясно, что холод действовал в качестве фактора отбора, но при чем тут условия отбора?

Что такое отбор на холодоустойчивость? Это отбор на способность выживать при изменении фенотипа под влиянием холода. Форма проявления генотипической изменчивости на фоне измененных холодом фенотипов иная, чем на фоне обычных фенотипов. Холод выступает, следовательно, не только как агент отбора, но и как фактор, изменяющий специфику отбираемого материала. В этом суть. При изменении среды изменяются признаки, меняется форма выражения неопределенной генотипической изменчивости. Таким образом, при отборе фенотипов выживают формы конкретного взаимодействия генотипа и среды. Поэтому особенности среды через фенотипы с помощью отбора преобразуются в специфику генотипа. Происходит поглощение и накопление внешней информации — феногенез.

В экспериментах с отбором на холодоустойчивость личинок дрозофилы, как уже упоминалось, обнаружилась весьма примечательная закономерность: превращение повреждающего фактора в фактор, стимулирующий развитие. Аналогичный результат был получен автором (1967) при отборе на повышенную устойчивость к ультрафиолетовым лучам в различных линиях бесцветных жгутиконосцев (одноклеточные простейшие). И в этих опытах первоначально явно повреждающий фактор — воздействие ультрафиолетом спектральной линии 253,7 нм — превратился в процессе отбора на резистентность к этим лучам в фактор, стимулирующий развитие.

Опыты с отбором на холодоустойчивость и с отбором на резистентность к ультрафиолетовым лучам демонстрируют свойство популяций живых организмов сравнительно быстро осваивать новые факторы среды, превращая их из первоначально повреждающих в необходимое условие развития. В истории формирования жизни это свойство обеспечило биоте способность выживать при существен-



ных изменениях условий. Пожалуй, наиболее демонстративный пример — извлечение пользы из первоначально ядовитого кислорода.

### Факторы преобразования нормы реагирования в природе

Для преобразования нормы реагирования размножающихся организмов в том или ином направлении необходимы и достаточны два условия: наследственная гетерогенность (неоднородность) и необратимые изменения среды. При наличии этих условий эволюирующая группа в результате естественного отбора будет приспосабливаться к новой среде. Значение наследственной гетерогенности, поддерживаемой мутационным процессом и скрещиваниями, очевидно: без наследственного разнообразия эффективный отбор невозможен. Труднее вопрос о необратимых изменениях условий жизни.

Сравнительно просто необратимо изменить среду в эксперименте. В практике хозяйственной деятельности также часто происходят изменения среды, создающие предпосылки к изменению нормы реагирования. Это имеет место в сельском хозяйстве в результате применения новых приемов борьбы с вредителями культурных растений, возбудителями инфекций и эпизоотий, а также при регулировании стока рек, строительстве каналов, под влиянием различных отходов промышленности и т. п.

В природе дело обстоит не так просто. Среда жизни отдельных видов может изменяться в результате многих причин. Среди них можно выделить четыре основные:

1. Вековые изменения климата, вызванные космическими факторами и изменениями газового состава атмосферы.

2. Геологические преобразования поверхности Земли, в частности перераспределение морей и суши, периоды интенсивного горообразования, сопровождающегося вспышками вулканизма, обогащающими атмосферу углекислотой.

3. Изменение среды в результате жизнедеятельности организмов.

4. Человеческая деятельность.

Первый, второй и четвертый факторы изменения среды не нуждаются в особом анализе. Они аналогичны слу-



изменения среды в эксперименте. Не все виды организмов переносят подобные изменения — некоторые вымирают. У выживающих могут происходить определенные изменения фенотипов. В силу наследственной гетерогенности природных популяций любое изменение среды сразу же сопровождается наследственной дифференциацией.

Особый интерес представляет третья категория факторов. В результате жизнедеятельности происходят следующие процессы, изменяющие отношение каждого вида к среде обитания.

1. Флуктуации численности (изменение числа особей в разные годы), изменяющие плотность населения. Выдающийся советский ботаник В. Н. Сукачев в работе с одуванчиком показал, что при изменении плотности популяций наблюдается переоценка адаптивной ценности отдельных линий (биотипов). Флуктуация численности свойственна всем видам. Она сильнее проявляется в рыхлых биоценозах Крайнего Севера и менее выражена в насыщенных биоценозах тропического леса.

2. Выход за границы исторически обусловленной среды обитания, так называемой ниши, как в итоге повышения численности (репродукционное деление), так и в результате приобретения какой-либо новой особенности данным видом или видом, тесно с ним связанным. Это процесс проб и ошибок, с помощью которого идет приспособление к новым условиям.

3. Выделение в окружающую среду продуктов жизнедеятельности. С одной стороны, это минеральные соли, газы, с другой — продукты органического синтеза. Минеральные соли, газы, как правило, непосредственно используются другими видами. Обмен этими веществами — один из способов связи организмов друг с другом. Кроме таких относительно простых конечных продуктов биосинтеза как вода, почва и воздух содержат более сложные продукты метаболизма, иногда в высоких концентрациях. Выделением подобных метаболитов, или, как их называет английский океанолог С. Е. Лукас, эктокринов, одними организмами часто определяется возможность существования других. Например, выделение бактериями витамина  $B_{12}$  обеспечивает развитие большого числа видов микроскопических водорослей, не способных его синтезировать. Свойство некоторых мигрирующих рыб отличать родные



воды, по мнению Лукаса, также зависит от содержания в воде продуктов распада органического вещества. Выделение в воздушную среду пахучих молекул обеспечивает связь самцов и самок, нахождение насекомыми корма и т. п.

Наряду с витаминами и веществами, служащими в качестве ориентиров, в среду выделяются фитонциды, антибиотики, ядовитые вещества в виде фенола, подавляющие жизнедеятельность конкурентов, а иногда и самих организмов, которые их выделяют. В частности, корневые выделения растений временами оказываются важным фактором взаимоотношений между организмами в биогеоценозах. Их накопление в почве нередко делает ее непригодной для определенных видов. Некоторые растения, не способные к синтезу алкалоидов или глюкозидов, могут всасывать их из почвы в готовом виде, что сказывается на их иммунологических свойствах, внешнем облике, физиологических особенностях, отношении к вредителям.

4. Изменение абиотических условий жизни в результате жизнедеятельности. Растения нижнего яруса оказываются в условиях пониженной интенсивности света, часто в условиях светового голодания. Процессы разложения, энергично протекающие в водоемах, нередко создают дефицит кислорода, и далеко не все организмы могут к нему приспособиться. В каждом учебнике по экологии приводятся данные об изменениях температурного и водного режимов, вызванных деятельностью организмов.

5. Накопление в биогеоценозе не утилизируемых продуктов и уменьшение жизненно необходимых веществ. Среда необратимо изменяется. Неизбежна перестройка популяции видов, входящих в состав биогеоценоза. Одни популяции при этом изменяются наследственно, другие выпадают, уступая место формам из иных биогеоценозов. Происходит сукцессия видов, о которой уже шла речь в главе 3.

6. Изменение всей биосферы планеты в результате жизнедеятельности организмов, населяющих земную поверхность: накопление свободного кислорода, уменьшение содержания углекислоты в атмосфере и океане, образование почвы, формирование залежей органических остатков. В результате перемен в атмосфере изменился спектральный состав света. В частности, уменьшилась интен-



сивность достигающего земной поверхности ультрафиолетового излучения Солнца. Американские исследователи Л. Беркнер и Л. Маршалл (1966) приводят расчеты, показывающие, что изменение соотношения кислорода и углекислоты в атмосфере в итоге жизнедеятельности организмов могло быть существенным фактором преобразования климата планеты. Ледниковые периоды, с их точки зрения, можно объяснить интенсивным охлаждением Земли в итоге изъятия растительностью больших масс углекислоты в каменноугольную и пермскую эпохи. Организмы неизбежно должны приспосабливаться к последствиям своей планетарной деятельности.

Иначе говоря, в результате жизнедеятельности происходят медленные, но постоянные перестройки биотических отношений, закономерно изменяется вся биосфера. Таким образом, изменение условий жизни, ведущее к преобразованию нормы реагирования, оказывается неизбежным следствием самой жизни. Выходит, что организмы с помощью изменчивости и отбора должны приспосабливаться к последствиям собственной жизнедеятельности. Жизнедеятельность организмов оказывается весьма существенной, если не самой главной, причиной преобразования нормы реагирования.

Таким образом, при анализе причин преобразования нормы реакции в природе мы пришли к тому же выводу, который был сделан в начале главы: с возникновением жизни она становится ведущим фактором эволюции биосферы, а следовательно, и причиной, определяющей направление преобразования отдельных видов.

### Взаимодействие фенотипов

Анализ факторов преобразования нормы реагирования в природе неизбежно приводит к выводу: причины преобразования в основном заключаются в самой жизни. Иначе говоря, факторы микроэволюции в какой-то мере обуславливаются закономерностями более высокого порядка — эволюцией всей живой системы.

Живая макросистема существует благодаря слаженному функционированию своих относительно независимых частей: биоценозов, видов, популяций, особей, всегда выступающих в форме взаимодействия фенотипов. В основе эволюции лежат взаимные отношения фенотипов,



не менее закономерные, чем взаимные отношения частей в развивающемся организме. Ни одно из живых существ «не может жить без других, как не может жить отрезанный палец... условия, необходимые для жизни каждого организма, создаются жизнедеятельностью других организмов»<sup>7</sup>, — писал в 1964 г. В. Н. Беклемишев.

Животные не способны синтезировать органическое вещество из минеральных элементов с помощью квантов света, однако они «информированы», как и где его можно получить. Способность добывать готовые органические вещества исключает необходимость хранить информацию об их синтезе. Поэтому гены, «контролирующие» функции фотосинтетического аппарата зеленых растений, обслуживают не только своих хозяев, но и длинную цепь связанных с ними организмов, не способных синтезировать органическое вещество из минеральных элементов с помощью квантов света (цепь гетеротрофов). То же справедливо в отношении витаминов, незаменимых аминокислот и других важных продуктов биосинтеза, а также кислорода, углекислоты, минеральных солей, закономерно поступающих во внешнюю среду в итоге жизнедеятельности различных живых существ. У организмов, не способных синтезировать какой-либо продукт, информация о синтезе, следовательно, заменена информацией о его источниках, что, по-видимому, во многих случаях представляет большие преимущества.

Нечто аналогичное происходит, когда мы вместо запоминания каких-либо величин, допустим, мантисс логарифмов, находим их в справочниках, освобождая свою память для более полезных сведений. Обращаясь к книгам и справочникам, мы черпаем из них информацию, когда это необходимо. Точно так же живое существо, взаимодействуя со всем живым и неживым окружением, извлекает из него необходимые ресурсы жизнедеятельности, когда это требуется. Постоянство связей организмов с окружением обеспечивает надежность получения и вещества, и энергии, и информации. Отсюда ясно, что полный запас информации, необходимый для жизни и развития фенотипов, заключается не только в специфике чередования азотистых оснований цепочек ДНК своей

<sup>7</sup> Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни. — Бюллетень Московского о-ва испытателей природы, 1964, т. 69(2), с. 25.

зиготы, но и  
ственная част  
но от особей  
функцией их  
жизнью, фен  
только резул  
и производно  
Значение инд  
тора внешней  
видностью.

Эшби дов  
часть своего  
(т. е. фактич  
он не опреде  
мышь, но да  
игре, так что  
ловли мышей  
гены мыши «у

Все разнообра  
разделить на  
гические, вкл  
пределах одно  
единяющие р  
особями разны  
редь включает  
тические и инф

В генеалог  
выступают свя  
ставляются путе  
торый запас э  
гии в этом случ  
с передачей ос  
неалогических  
вещества, энер

В одном направ  
приобретает нес

<sup>8</sup> Эшби У. Р. Конст  
<sup>6</sup> М. М. Камшилов



зиготы, но и во всем сложном окружении, причем существенная часть информации поступает прямо или косвенно от особей других видов, являясь в какой-то мере функцией их ДНК. Поэтому в потоке событий, именуемых жизнью, фенотип каждого организма оказывается не только результатом реализации собственного генотипа, но и производной генотипов, входящих в состав биоценоза. Значение индивидуального развития особи как интегратора внешней информации обнаруживается со всей очевидностью.

Эшби довольно удачно заметил: «Генотип передает часть своего контроля над организмом внешней среде (т. е. фактически другим генотипам.— М. К.). Например, он не определяет в деталях, как котенку следует ловить мышь, но дает ему механизм научения и склонность к игре, так что сама мышь учит котенка всем тонкостям ловли мышей»<sup>8</sup>. Несколько утрируя, можно сказать, что гены мыши «учат» кошку ловить мышей!

#### Генеалогические и экологические связи между организмами

Все разнообразие связей между организмами можно подразделить на две большие категории: на связи генеалогические, включающие отношение предков и потомков в пределах одного вида, и на связи экологические, объединяющие различные формы взаимодействия между особями разных видов. Каждая из категорий в свою очередь включает три формы связей: вещественные, энергетические и информационные.

В генеалогической преемственности на первое место выступают связи информационные. Конечно, они осуществляются путем передачи вещества, содержащего некоторый запас энергии. Однако передача вещества и энергии в этом случае отступает на второй план по сравнению с передачей особенностей организации. Кроме того, в генеалогических связях передача всех трех компонентов — вещества, энергии и информации — идет, как правило, в одном направлении: от предков к потомкам.

В экологических связях передача вещества и энергии приобретает несравненно большее значение. Таковы, на-

<sup>8</sup> Эшби У. Р. Конструкция мозга. М.: ИЛ, 1962, с. 334.



пример, цепи питания, в которых вещество и энергия передаются по трофическим каналам. Однако и вещество, и энергия, участвующие в жизненном процессе, в конечном счете у всех организмов одни и те же. Поэтому совершенно очевидно, что вещественно-энергетические связи не могут быть главным фактором, обеспечивающим разнообразие форм жизни. Для того, например, чтобы лиса поймала и съела зайца, она должна быть лисой, а не просто сгустком вещества и энергии. Таким образом, и при межвидовом взаимодействии, хотя его смысл и заключается в передаче вещества и энергии от одного звена биотического круговорота к другому, на первое место все же выступают особенности организации взаимодействующих организмов, т. е. опять-таки связи информационные. Направление перехода вещества и энергии, с одной стороны, и информации — с другой, при межвидовом взаимодействии может и не совпадать. Скажем, в системе «лиса—заяц» вещество и энергия передаются от зайца к лисе, а информацией они обмениваются оба.

Легко обнаружить два сорта информационных экологических связей: индивидуальные и групповые. Лиса видит зайца, чувствует его запах; обоняние и зрение помогают зайцу уйти от лисы. Таковы индивидуальные информационные связи. Но ведь не все лисы способны ловить зайцев одинаково успешно и не все зайцы попадают лисам в лапы. Очевидно, сохраняются и оставляют большее потомство более чуткие, зоркие и быстрые зайцы, точно так же лучше преуспевают лисы — хорошие охотники.

Так как индивидуальные качества организмов зависят от унаследованных свойств, взаимодействие популяций лис и зайцев неизбежно ведет к изменению наследственных особенностей и тех, и других. Таковы групповые информационные экологические связи. Именно они обуславливают наследственное преобразование экологически связанных популяций разных видов.

Следовательно, за перестройку организации ответственны не вещественные и энергетические связи, а групповые информационные.

Экологические связи между организмами весьма многообразны и не ограничиваются только межвидовыми пищевыми связями. К ним принадлежат:

1. Свя  
взаимоот  
ной связи  
ский гене  
ским конт  
и стайны  
ные инст  
секомах  
2. Свя  
3. Про  
4. Зав  
лей инфе  
5. Вза  
6. Свя  
ние кисло  
пахов, ра  
благоприя  
обитаний,  
По эти  
течет непр  
рез воспр  
систему и  
вития и п  
цифически  
специфич  
Само с  
неалогичес  
ляют собой  
ний. Без э  
ские; ген  
дивергенци  
вательно, я  
го процесса  
Взаимод  
части одной  
оказываются  
представляет  
ские звезды  
ского биолога  
момент оседа  
сков — их бу  
одного-двух м  
возрастает ми



1. Связь с особями своего вида. В первую очередь взаимоотношение полов, затем различные формы вторичной связи между родителями и потомками, то, что советский генетик А. Н. Промптов (1956) назвал биологическим контактом поколений. Сюда же относятся стадные и стайные инстинкты, а также так называемые социальные инстинкты, особенно развитые у общественных насекомых — пчел, ос, термитов, муравьев.

2. Связь с видами — источниками питания.

3. Противодействие хищникам.

4. Зависимость от паразитов, симбионтов, возбудителей инфекций и эпизоотий.

5. Взаимоотношение с конкурентами.

6. Связь организмов через абиотическую среду: дыхание кислородом, выделяемым растениями, восприятие запахов, распространяющихся в воде или воздухе и благоприятствующих нахождению определенных местобитаний, конкуренция за места обитания.

По этим многочисленным каналам связи в организм течет непрерывный поток информации. Она поступает через воспроизводительные клетки, через пищеварительную систему и органы чувств, обуславливая особенности развития и поведения. Каждый организм выступает как специфический интегратор информации разных степеней специфичности.

Само собой разумеется, что в масштабе биосферы генеалогические и экологические отношения не представляют собой какие-то резко разграниченные группы явлений. Без экологических связей невозможны генеалогические; генеалогические отношения переходят путем дивергенции форм в экологические. Те и другие, следовательно, являются лишь двумя сторонами многообразного процесса эволюции биосферы.

Взаимодействующие организмы представляют собой части одной системы, и поэтому их взаимные отношения оказываются значительно более тесными, чем это обычно представляется. Некоторые иглокожие животные (морские звезды и офиуры), по наблюдениям известного датского биолога Г. Торсона (1955), прекращают питание в момент оседания личинок пластинчатожаберных моллюсков — их будущих жертв — и не питаются в течение одного-двух месяцев. За это время биомасса моллюсков возрастает минимум в 500 раз. Без такого приспособле-



ния исчезли бы и моллюски, и питающиеся ими иглокожие. Подобное приспособление — результат сопряженной эволюции иглокожих и пластинчатожаберных моллюсков.

К той же категории фактов относятся взаимоотношения паразита и хозяина, возбудителя инфекций и инфицируемого организма. При длительном (в историческом аспекте) взаимодействии паразита и хозяина паразит нередко перестает вызывать болезненные явления, агрессивность микроорганизма уравнивается иммунобиологическими реакциями макроорганизма.

Агрессивность микроорганизма или вредителя возрастает во много раз в тех случаях, когда они встречаются с существами, к ним не приспособленными. Африканские антилопы — основные хозяева паразитического жгутиконосца *Trypanosoma brucei*, заражение которым не вызывает у них никаких болезненных явлений. Та же самая трипаносома, заражая рогатый скот и лошадей, приводит их к гибели. (Естественно, она погибает при этом сама.) «Очевидно, — пишет известный советский зоолог В. А. Догель, — антилопы, с незапамятных времен заражающиеся *T. brucei*, успели приобрести известный иммунитет к данному паразиту, тогда как завезенные из Европы домашние животные такого иммунитета не выработали»<sup>9</sup>.

Пока колорадский жук питался дикими пасленовыми, он ничем не выделялся среди других фитофагов. Перейдя в Европе на культурные сорта картофеля, это насекомое сделалось опаснейшим вредителем.

Французский энтомолог Ж. Фабр (1963) обнаружил, что личинка осы сколии, паразитируя на парализованной личинке жука-бронзовки, начинает питаться жировым телом и лишь под конец роста поедает наиболее жизненно важные ткани, в частности нервную систему. Происходит то, что Фабр очень метко назвал «едой по правилам». Однако, что это за правила? Известно, что при голодании животных первыми расходуются запасы жира и лишь в последнюю очередь наиболее важные для поддержания жизни ткани; дольше всего сохраняется нервная система. По-видимому, открытый Фабром инстинкт «питания по правилам» представляет собой механизм перекачки питательных веществ из личинки брон-

<sup>9</sup> Догель В. А. Курс общей паразитологии. М.: Учпедгиз, 1941, с. 242.



зовки в растущую личинку сколии, аналогичный механизму траты тканей во время голодания. Личинке сколии не нужно «обучаться» какому-то новому способу, ей достаточно использовать уже имеющийся механизм. Получается, что личинка бронзовки как бы кормит личинку сколии. Очевидно, подобные отношения могли развиться лишь в течение миллионов лет сопряженной эволюции сколии и бронзовки. За это время сколия приобрела способность включаться в ход нормального физиологического процесса личинки бронзовки, ориентируя его в свою пользу. Аналогичные явления наблюдаются на молекулярном уровне: нуклеиновая кислота фага, проникая в бактерию, использует ферментативный аппарат и энергетику клетки для репродукции вирусных частиц. В обоих случаях паразит и хозяин на каком-то этапе образуют единую систему, когда они внутренне соответствуют друг другу как части одного организма. Подобные явления происходят при симбиозе водоросли и гриба у лишайников, бактерий и рыб при формировании у последних органов свечения и т. п. Два обстоятельства обуславливают возможность подобного соответствия: единство биохимического субстрата всех организмов и длительность сопряженной эволюции.

#### Экологический механизм обмена наследственной информацией

Как было показано в наших экспериментах с дрозофилой, специфичность среды через отбор неизбежно становится частью наследственной специфичности. Когда мы имеем дело с двумя взаимодействующими организмами, происходит взаимный обмен специфичностью, т. е. обмен информацией, в результате которого и осуществляется интимное объединение организмов, приводящее к «взаимному знанию» структур и функций.

Можно говорить об экологической передаче генотипической информации или, что точнее, об экологическом механизме обмена генотипической информацией. Следовательно, существуют два главных механизма передачи генотипической информации: через половые клетки (наследственность) и через отбор фенотипов в популяциях взаимодействующих видов (экологический механизм передачи генотипической информации).



В явлениях наследственности осуществляется прямая и односторонняя передача генотипической информации от предков потомкам в форме клеточной преемственности, что было названо генеалогической связью.

При межвидовом взаимодействии происходит, по меньшей мере, двусторонний обмен генотипической информацией через отбор фенотипов в наследственно гетерогенных популяциях взаимосвязанных видов (групповые информационные экологические связи). При этом передается не генотипическая информация как таковая, а информация о морфофизиологических особенностях и особенностях поведения развивающихся организмов, т. е. генотипическая информация, преобразованная с помощью поглощения из среды энергии, вещества и дополнительной информации в признаки фенотипа (рис. 42).

Иначе говоря, при межвидовом взаимодействии генотипическая информация всегда передается в фенотипической форме. Конкретные ненаследуемые признаки приобретают решающее значение. Становятся понятными механизмы возникновения взаимных приспособлений цветов и опыляющих их насекомых, паразитов и хозяев, хищников и жертв и прочие труднопонимаемые явления. Получает материалистическое объяснение так называемое

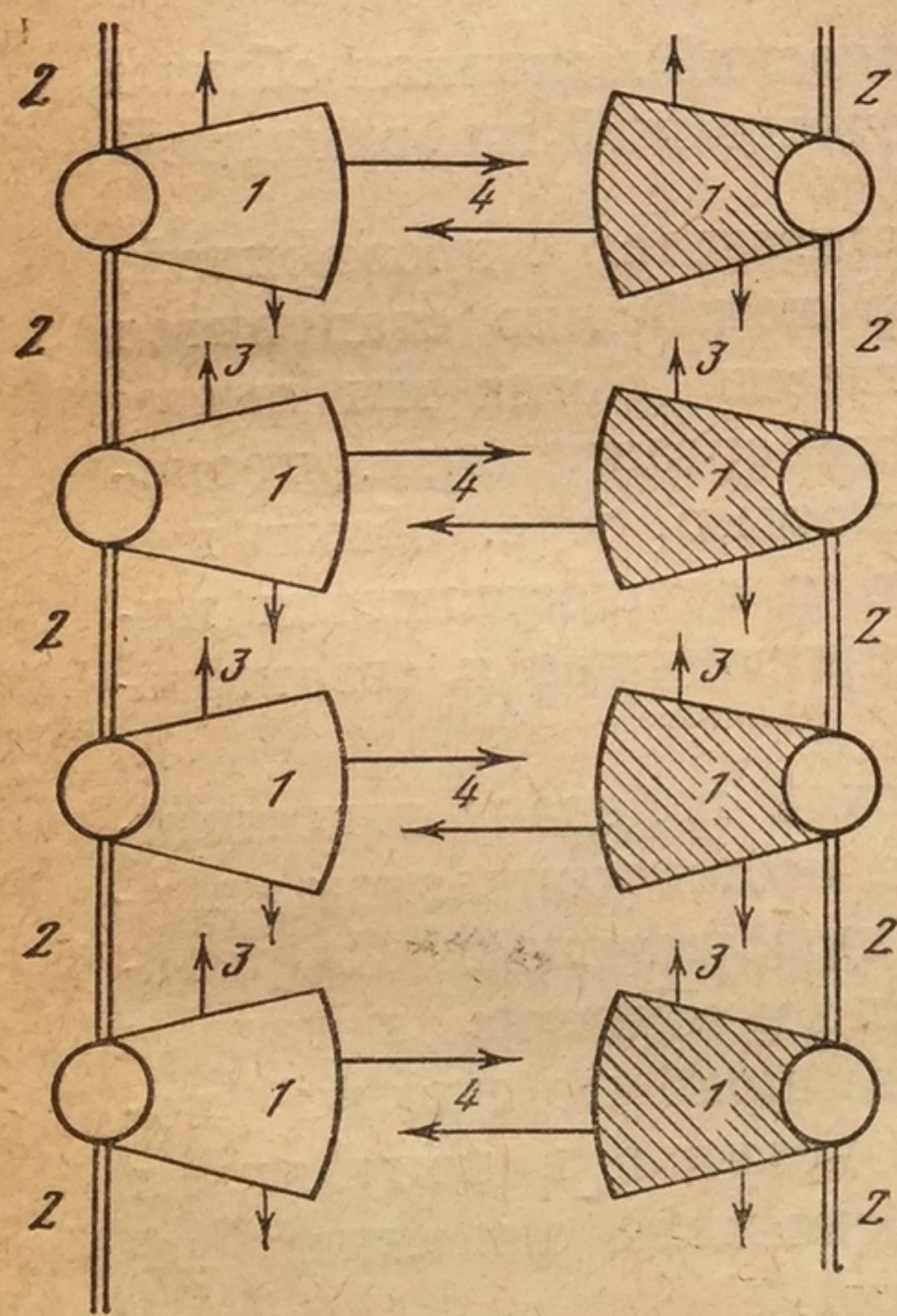


Рис. 42. Способы передачи информации  
1 — индивидуальное развитие особи;  
2 — передача информации через половые клетки (наследственность); 3 — биологический контакт поколений путем передачи пищевых веществ, внутриутробного развития, выкармливания, обучения, выбора субстрата; 4 — обмен информацией между видами с помощью экологического механизма передачи наследственной информации



внутреннее взаимное знание структур и функций взаимосвязанных организмов, о котором в начале века говорил известный французский философ-идеалист Анри Бергсон, обсуждая проблему взаимоотношения инстинкта и разума.

Экологический механизм передачи генотипической информации в форме обмена информацией о признаках, их развитии и о поведении неизбежно приводит к взаимному приспособлению, лежащему в основе «внутреннего знания» Бергсона. В частности, фэбровская «еда по правилам», может быть, служит источником «знания» анатомии нервной системы парализуемых объектов, используемого с таким мастерством взрослыми осами при парализации жертвы. Вот что пишет по этому поводу известный английский исследователь общественной жизни насекомых В. Уилер: «Взрослая оса, прежде чем она начинает делать и снабжать ячейку, видимо, научается чему-то во время ее длительного и близкого контакта на стадии личинки с окружающей средой»<sup>10</sup>.

Имеются факты, до некоторой степени подтверждающие гипотезу Уилера. Большое количество исследователей, главным образом энтомологи, открыли замечательное явление: насекомое, питающееся не свойственным ему растением (или животным), очень скоро начинает предпочитать новую пищу. Растительоядный жук *Xylotrechus colonus* живет в восточных и центральных штатах США почти на всех деревьях с опадающими листьями. Были взяты жуки с дуба и воспитывались на дубе, каштане, орешнике. Через 4—5 лет воспитания у жуков, развивающихся на различных деревьях, обнаружилась усиливающаяся избирательность к новому кормовому виду, т. е. были получены биологические расы, различающиеся по отношению к кормовому растению.

Личинок листоеда *Phratora vitellinae*, кормящихся гладкими листьями ракиты, пересаживали на пушистые листья лозы. Личинка сначала с трудом вгрызалась в пушистые листья, но через четыре поколения приобретает способность питаться ими. Параллельно с этим процент взрослых особей, выбирающих для откладки яиц лозу, возрос с 9 до 42. Иначе говоря, была получена новая линия, приспособленная к жизни на лозе.

<sup>10</sup> Цит. по: Малышев С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.—Л.: Наука, 1966, с. 199.



Молодые гусеницы бабочки дубового шелкопряда были пересажены на сосну. Первоначально наблюдалась большая смертность, так как челюсти гусениц, приспособленные к питанию плоскими листьями дуба, не могли открываться настолько широко, чтобы есть иголки сосны. Лишь тогда, когда гусеницы научились есть иголку с конца, а не с основания (гусеницы едят дубовый лист, начиная с основания), они смогли выжить. Новая раса предпочитала новый сорт пищи.

Личинки обыкновенного пилильщика *Pontonia salicis* образуют галы на листьях ивы. Разные расы пилильщика живут на нескольких видах ивы, отдавая своему виду явное предпочтение. В течение шести лет из расы, живущей на иве Андерсона, была получена линия, предпочитающая красную иву.

Ихнеумонида *Nemeritis canescens* нормально паразитирует на гусеницах моли эфестии. К гусеницам бабочки *Achroia grisella* она относится безразлично. Будучи принудительно воспитаны на *A. grisella*, вылупившиеся из куколок ихнеумониды начинают обнаруживать стремление к запаху *A. grisella* (Thorpe, Huxley).

Советский зоолог И. В. Кожанчиков (1941) экспериментировал с жуками-листоедами *Gastroidea viridula*. В природе эти жуки питаются конским щавелем. При отсутствии щавеля листоед кормится другими видами семейства гречишных (*Polygonaceae*). В качестве пищевого объекта Кожанчиков выбрал птичью гречишку. В естественных условиях питание этим растением исключено, так как оно не привлекает жуков. Взрослые жуки — потомки поколений, развившихся на конском щавеле, — тотчас после вылупления избирают гречишку лишь в 12,3% случаев; примерно через три часа они неизменно переходят на щавель. После одного поколения, воспитанного на гречишке, уже 40,4% выбирают гречишку и с нее не уходят; после двух поколений 80,3% избирают гречишку и явно предпочитают ее щавелю. Соответственные проценты выбора гречишки личинками первой стадии по поколениям — 2,8; 10,9; 40,6; взрослыми личинками — 26,7; 35,0; 75,8.

Рост личинок сопровождался большой смертностью: в первом поколении погибло 44%, во втором — около 20%, в контроле при питании щавелем отхода не было. Таким образом, при вынужденном питании щавелевого листоеда в течение двух поколений птичьей гречишкой, т. е. в



течение примерно двух месяцев, происходит образование новой кормовой формы. Жуки второго поколения настолько же предпочитают птичью гречишку, насколько раньше они предпочитали щавель. При образовании новой формы имеет значение вымирание особей, обмен веществ которых оказывается недостаточно приспособленным к измененным условиям питания, т. е. отбор особей определенного физиологического типа.

Весьма интересно то, что характер питания самок при созревании половых продуктов оказывает влияние на выбор кормового растения молодыми личинками. Иначе говоря, информация о кормовом растении может передаваться от самки через яйцо личинкам следующего поколения. По-видимому, какие-то химические продукты, переходящие из ее организма в формирующееся яйцо, определяют возможности выбора личинкой кормового растения. Роль генотипа в этом случае заключается в том, что он обуславливает необходимость выбора какого-то растения. То, каким это растение будет, фактически зависит от информации из среды, поступившей в яйцо через самку. Как это может происходить, пока не ясно. Известно, однако, что у многих насекомых растущий ооцит активно заглатывает целые фолликулярные клетки, впоследствии ассимилирующиеся цитоплазмой яйца.

Не меньший интерес представляет прекрасная работа советских энтомологов Н. Ф. Мейера и З. И. Мейер (1946). Ученые экспериментировали с представителями рода *Chrysopa* — хищниками, специализировавшимися в питании тлями. Некоторые их виды ввиду массового истребления тлей переходят в природе на питание червецом Комстока. В опытах были использованы *Chrysopa vulgaris*. Они явно предпочитают тлей, особенно тлю с чертополоха. При питании этой тлей наблюдается максимальная выживаемость (98,4%) и минимальная продолжительность личиночного развития (8—9 дней). При питании червецом Комстока выживает лишь 24% личинок, а продолжительность личиночного развития растягивается до 13—14 дней. Исследователи воспитывали хризоп на червце в течение четырех поколений. Личинки первого поколения предпочитали питаться тлей, в третьем поколении эта склонность исчезла, в четвертом поколении возникло некоторое предпочтение к червцу. Параллельно с этим увеличивалась выживаемость личинок. С каждым



поколением возрастало число личинок, приспособляющихся к питанию червецом. Если в первом поколении окукливалось лишь 24% личинок, то после четвертого — уже 54%. Процент отродившихся взрослых насекомых в четырех поколениях составляет ряд: 18, 34, 40, 46.

Основные выводы авторов: «Переход *Chr. vulgaris* к питанию червецом Комстока не объясняется ее многоядностью, а является вынужденным в результате массового истребления тлей — ее основной пищи. При таком переходе к питанию червецом Комстока наблюдается высокая смертность личинок хищника, что объясняется вымиранием особей, недостаточно приспособленных к изменению пищевого режима. Таким образом, имеется налицо факт естественного отбора особей определенного физиологического типа»<sup>11</sup>.

Приведенные факты исключительно интересны. Они в известной мере подтверждают гипотезу Уилера о возможности своеобразного «научения» личинки. Видимо, личинка, питаясь определенным растением или уничтожая насекомое-хозяина, поглощает не только запас вещества и энергии, но и информацию об особенностях кормового объекта. Приходится допустить, что сохранение каких-то продуктов метаболизма данного пищевого объекта в теле питающегося им насекомого определяет выбор его потомками именно этой пищи.

Поскольку выбор кормового объекта обусловлен деятельностью органов чувств, следует признать, что во время питания происходит соответствующая настройка нервной системы питающегося насекомого. При этом обнаруживается роль нервной системы личинки как интегратора информации о среде, информации, обуславливающей последующее поведение взрослой особи. В случае, описанном Кожанчиковым, настройка нервной системы личинки на выбор кормового объекта явно зависела от каких-то веществ, переданных самкой через яйцо.

То, что нервная система насекомых способна воспринимать информацию о внешнем мире, хранить ее и что эта информация, преобразуясь в акты поведения, может даже передаваться другим особям своего вида, было, в частности, доказано замечательными опытами немецкого

<sup>11</sup> Мейер Н. Ф., Мейер З. И. Об образовании биологических форм у *Chrysopa vulgaris* Schr. — Зоологический журнал, 1946, т. 25, № 2.



исследователя Карла Фриша и описано им в книге «Из жизни пчел» (1966). Ученый обнаружил, что пчелы способны передавать друг другу с помощью особого танца сведения о расположении медоносного растения (по отношению к солнцу) и о его расстоянии до улья. Передача информации осуществляется следующим образом:

1. С помощью сложных глаз в нервной системе пчелы-сборщицы фиксируется направление на цветок по отношению к солнцу.

2. Расстояние до улья фиксируется в нервной системе по степени моторной активности при полете.

3. Своеобразная ритмика физиологических процессов («внутренние часы») позволяет все время вносить поправки на передвижение солнца по небосклону.

4. Изменения нервной системы под влиянием ранее перечисленных раздражителей обуславливают своеобразную форму поведения — танец.

5. Другие пчелы, повторяя в темноте фигуры танца сборщицы, преобразуют их в своеобразный настрой своей нервной системы, дающий им возможность находить медоносное растение.

Иначе говоря, деятельность пчелы вызывает изменение в нервной системе, диктующее специфические формы поведения. Нервная система насекомого выступает как интегратор информации о внешней среде. Эта интеграция информации, по-видимому, начинается с первых дней эмбриональной жизни.

Возможность поглощения и интеграции внешней информации в течение личиночного развития обуславливает своеобразную форму преемственности поколений. Очевидно, преемственность поколений осуществляется не только в клеточной форме (наследственность), но и в форме тождественности процессов извлечения информации личинкой и ее реализации в актах поведения взрослого насекомого (рис. 43). С одной стороны, обеспечивается соответствие организма условиям жизни, с другой — возможность изменения поведения при изменении условий. Наследственная неоднородность, выявляющаяся в данном случае в изменчивости актов поведения, создает предпосылки к повышению путем отбора степени приспособленности организма к кормовому объекту (опыты Кожанчикова и Мейеров). При этом вступает в действие экологический механизм передачи генотипической информации.



Удивительны приспособления растений к опылению насекомыми, ошеломляюще поразительны инстинкты насекомых, с таким непревзойденным мастерством описанные Фабром. Однако они не более поразительны, чем способность животного двигать конечностями. Сгибание ноги, взмах крыла требуют координированного участия многочисленных мускулов, кровеносных сосудов, нервов. Интуитивно эта координация понятна: подвижные животные, летающие птицы развивались как целостные системы, как индивидуумы, т. е. как неделимые. Но ведь и

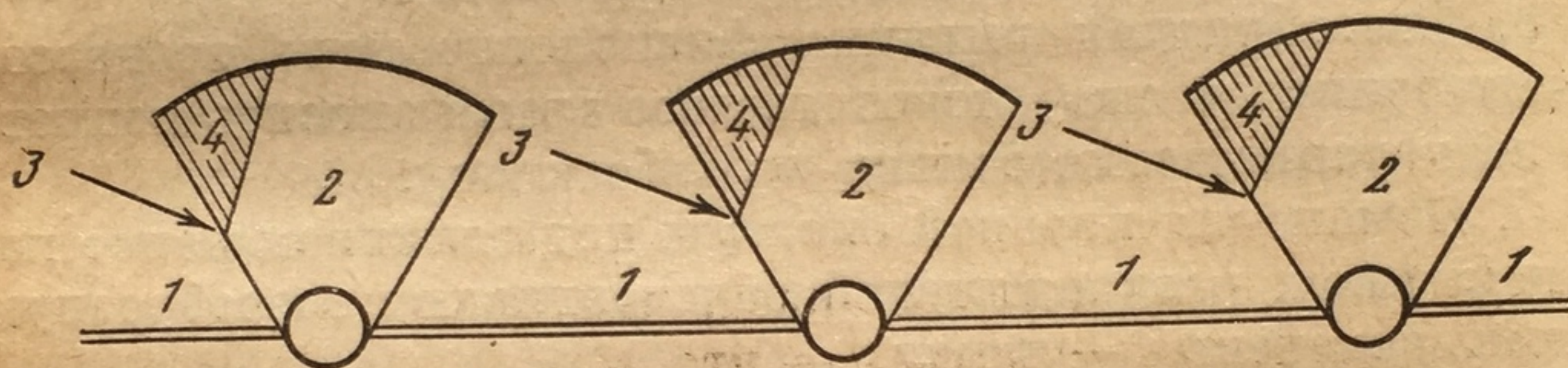


Рис. 43. Сходство поведенческих реакций потомков и родителей в результате поглощения из среды сходной информации

1 — передача информации через половые клетки, 2 — индивидуальное развитие особи; 3 — информация из среды; 4 — характерная реакция, обусловленная специфической информацией из среды

органический мир развивался как целое. Виды организмов не могут существовать друг без друга, они эволюируют совместно как единая система — макросистема. Эта мысль может вызвать удивление. Но мы не удивляемся наличию внутренних связей между органами индивидуума и поражаемся, когда речь заходит об аналогичных внутренних связях между видами большой макросистемы. Организмы разных видов объединены не только внешней связью, которая обычно довольно быстро подмечается, например питанием. Они связаны, во-первых, единством происхождения и, следовательно, единством жизненного субстрата и, во-вторых, единством эволюционного процесса как части эволюирующей биосферы, постоянно обменивающейся информацией с целым.

Положение каждого вида в системе не случайно, оно определяется его местом в биосфере. Его отношения с другими видами так же закономерны, как и его внутреннее строение, которое, как показал Дарвин, обусловлено их спецификой. Чем богаче связи организма со средой, тем сложнее его организация и, следовательно, тем совер-



шеннее должен быть механизм преемственной передачи информации от родителей к потомкам. У одноклеточных организмов все ограничивается клеточной преемственностью, у сложных организмов развиваются разные способы извлечения внешней информации. Преемственность жизни ставится в зависимость от преемственности циклов поглощения внешней информации.

Особое значение приобретает нервная система как орган интеграции внешней информации. Выживаемость начинает зависеть от способности извлекать и интегрировать информацию — от неосознанного познания окружения. Таким образом, в итоге эволюции макросистемы, осуществляющейся с помощью изменчивости и отбора особей в видовых популяциях, неизбежно возникают и развиваются такие связи, благодаря которым, выражаясь словами А. Бергсона, «клетка знает, что может ее касаться в других клетках, животное — что может быть ему полезным в других животных»<sup>12</sup>. Приспособление к среде, следовательно, достигается не только путем соответствия организации и физиологии условиям жизни, но и в результате способности к извлечению информации об особенностях среды, что выступает как своеобразный аналог познания среды. Временами это «познание среды» принимает удивительные формы, например использование стрекательных клеток гидроидов некоторыми видами ресничных червей (В. А. Александров, 1970).

Передача генотипической информации в форме клеточной преемственности составляет основу микроэволюции, экологический механизм обмена генотипической информацией — область макроэволюции. С его помощью происходит обмен генотипической информацией между различными видами, переработка информации, ее накопление.

Организмы разных видов связаны друг с другом пищевой сетью. Она начинается с фотосинтетиков, способных строить органическое вещество из минеральных элементов за счет энергии солнечного света. Затем идут гетеротрофы разных уровней, использующие вещество и энергию, накопленные фотосинтетиками в процессе жизнедеятельности. Их отмершие тела и трупы фотосинтетиков разлагаются деструкторами до минеральных элементов, по-

<sup>12</sup> Бергсон А. Творческая эволюция. СПб.: Русская мысль, 1914, с. 150.



ступающих в окружающую среду. Высокоорганизованные животные, как правило, являются конечными звеньями трофической связи. Они неизбежно становятся своеобразными концентраторами информации, накопленной низшими организмами. Эта информация, однако, накапливается в весьма своеобразной форме. Как уже отмечалось, концентратора информации «интересует» не содержание информации, не способ синтеза того или другого вещества, а адрес источника информации. Обмен наследственной информацией выступает в форме обмена между фенотипами. Поэтому трофическая (пищевая) цепь, начинающаяся с первичных продуцентов и оканчивающаяся хищниками, представляет собой цепь передачи информации от низших звеньев к высшим в форме готовых продуктов. В результате создается огромное усиление информационного содержания высших звеньев. Развивается способность к «нахождению адресатов», т. е. к активному выбору условий существования. При этом нельзя забывать, что хищники, концентрируя информацию нижележащих звеньев, выступают как факторы отбора, обуславливая изменение информационного содержания своих жертв. У жертв развиваются различные защитные приспособления, они приобретают информацию о способах, с помощью которых враги распознают добычу, и о методах нападения, т. е. опять-таки информацию о фенотипических признаках врагов.

Основа эволюции — взаимодействие друг с другом фенотипов разных видов. Дарвин писал: «Строение каждого органического существа самым существенным, хотя иногда и скрытым образом связано со всеми другими органическими существами, с которыми оно конкурирует из-за пищи или местообитания или от которых оно спасается»<sup>13</sup>. В этой фразе три важных момента. Во-первых, существование связей между организмами, во-вторых, зависимость между строением организмов и связью с другими живыми существами и, в-третьих, наличие связей не со всеми организмами, а лишь с членами какого-то сообщества (биоценоза). Третий момент весьма существен. Эшби совершенно справедливо замечает, что адаптации «могут накапливаться в том случае, если в системе

<sup>13</sup> Дарвин Ч. Происхождение видов. — Соч., т. 3. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 325.



нет полной взаимосвязи элементов... необходимо, чтобы определенная часть системы не сообщалась с определенными другими частями или не влияла на них»<sup>14</sup>. Большая система — жизнь — может существовать и развиваться лишь в том случае, если она состоит из относительно независимых подсистем, которые могут изменяться самостоятельно. Таковыми и являются биоценозы, виды, популяции, особи. Благодаря возникновению новых признаков в относительно независимых популяциях возможна эволюция всей макросистемы. При наличии жестких связей всех со всеми развитие невозможно.

### Значение определенных изменений в эволюции

Выявление большой роли фенотипа в эволюции вынуждает снова ставить вопрос о роли в этом процессе определенных изменений. Изменчивость организмов — единственный источник формообразования. Ей подвержены в той или иной степени все части и органы живых существ. В зависимости от особенностей этих частей и органов они изменяются по-разному и под влиянием различных факторов. ДНК клеток изменяется под влиянием радиации, а также под воздействием разнообразных химических агентов, влияющих прямо или опосредованно на ход ее репликации. В итоге возникают передающиеся по наследству стойкие изменения в ее структуре — мутации. Это и изменения отдельных нуклеотидов (точковые мутации или мутации локусов), и их разрушение (нехватки), умножение (полимеризация), перемещение (транслокации, инверсии).

Организм, развивающийся из клетки с мутационным изменением, особенно если его несут обе гомологичные хромосомы, отличается в большей или меньшей степени по каким-либо признакам от исходного. Так, например, темная форма березовой пяденицы отличается от исходной светлой или мутант безглазия — от мухи с нормальными глазами.

Изменяться под влиянием перечисленных факторов могут различные нуклеотиды ДНК, что обнаруживается по изменению различных признаков развивающегося организма. Изменяется внешний вид, физиология, реак-

<sup>14</sup> Эшби У. Р. Конструкция мозга, с. 229.



ции поведения. Эта категория изменчивости тождественна той, которую Дарвин назвал неопределенной. На базе неопределенной изменчивости ДНК, т. е. на основе мутаций, идет перестройка самой ДНК, составляющая содержание эволюции генотипа. Зарегистрированы весьма многообразные способы эволюции ДНК. Изменяется отношение пары нуклеотидов, содержащих гуанин и цитозин, к паре с аденином и тиминном; меняется последовательность нуклеотидов, несущих те или иные азотистые основания; определенные наборы последовательностей нуклеотидов оказываются объединенными в своеобразные блоки, причем у близких видов характер сблоченности сходен. Среди блоков ДНК с разнообразным набором нуклеотидов нередко встречаются блоки, сплошь состоящие из повторов. У высших организмов наряду с основной нитью ДНК встречаются нити-спутники, так называемая сателлитная ДНК, и т. д. Таким образом, особенности эволюции ДНК достаточно многообразны.

Неопределенный характер изменений ДНК — мутаций — позволяет видам последовательно изменяться и отвечать в будущем на ныне еще не существующие условия среды. «Совершенно очевидно, — пишет Н. П. Дубинин, — что многообразно эволюционировать в будущих условиях среды могут только те формы, среди которых появляются разнонаправленные неопределенные наследственные отклонения. Неопределенность, объективная случайность наследственной изменчивости — единственный путь для длительной прогрессивной эволюции»<sup>15</sup>.

Как уже говорилось, наряду с неопределенной изменчивостью Дарвин выделил категорию изменчивости определенной, впоследствии получившей название модификационной. Слово «определенный» означает, что входящие в эту категорию изменения представляют собой совокупность реакций развивающегося организма на совершенно определенные факторы среды. Очень часто такие реакции приспособительны. На понижение температуры, например, организм реагирует развитием более густого шерстяного покрова; упражняющийся мускул увеличивается в размере; под влиянием удобрения повышается урожай сельскохозяйственных растений.

<sup>15</sup> Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966, с. 616.



Поскольку признаки развивающегося организма как таковые не воспроизводятся, определенные изменения утрачиваются, как только исчезает вызвавший их фактор (пониженная температура, удобрение и т. п.). Следовательно, в противоположность неопределенным изменениям, воспроизводимым и после прекращения действия вызвавшего их фактора, определенное изменение после прекращения воздействия теряется. В эксперименте так бывает всегда, и потому попытки экспериментально доказать так называемое наследование приобретенных при жизни особи признаков оканчивались неудачей.

А что произойдет, если условия, вызвавшие определенные изменения, сохраняются? Естественно, будут сохраняться и вызванные ими модификационные изменения, особенно если они приспособительны.

Из анализов факторов преобразования нормы реакции в природе следовало, что изменение условий жизни отдельных видов определяется необратимыми изменениями биосферы, которые происходят в результате жизнедеятельности составляющих ее видов и в итоге изменений абиогенной среды. Из этого следует вывод большого принципиального значения. Поскольку в ходе эволюции биосферы необратимо изменяется среда жизни отдельных видов, должны сохраняться и вызванные этим изменением признаки. Иначе говоря, определенные изменения играют в эволюции роль не только как фактор, обуславливающий фенотипическую специфичность проявления неопределенных изменений, они имеют и самостоятельное значение. В свете представлений об эволюции биосферы становится очевидным, что определенные изменения фенотипа, возникающие у всех особей эволюирующей группы, могут закрепляться в эволюции. Это закрепление, однако, осуществляется не как переход ненаследуемого в наследуемое, а в результате необратимых изменений среды жизни, как неизбежный результат эволюции биосферы.

Выяснение действительной роли определенных изменений в эволюции имеет огромное значение для понимания хода этого процесса: 1) окончательно выбивается почва из-под представления о так называемом наследовании приобретенных признаков в его обычной вульгарной трактовке. Определенные изменения закрепляются не наследственностью, а необратимыми изменениями среды; 2) становятся ненужными особые системные мутации,



перспективные уроды, о которых немецкий генетик Р. Гольдшмидт (1940) писал как о «единственно возможном решении» проблемы макроэволюции, «если по генетическим соображениям отвергнуть точку зрения наследования приобретенных признаков»; 3) исчезает противопоставление микроэволюции и макроэволюции. Факторы эволюционного процесса едины, но на разных уровнях они принимают разные формы; 4) становится понятной изумительная целесообразность в физиологических отправлениях. Ведь естественный отбор сохраняют только те определенные изменения, которые отличаются именно этими качествами; 5) так как на сходные изменения условий организмы разных видов часто реагируют сходными фенотипическими изменениями, получают простое объяснение случаи конвергенции в развитии видов, принадлежащих к разным таксонам, и параллельного развития близких видов. В качестве примеров параллельного развития можно назвать карликовость надземных органов горных растений, принадлежащих к различным семействам или, напротив, гигантизм многих видов растений о. Сахалина; 6) полностью «реабilitируется» Дарвин, в последние годы своей жизни склонявшийся к объяснению ряда сложных эволюционных явлений при помощи гипотезы наследования приобретенных признаков. Многие из приведенных им примеров, равным образом как и примеры палеонтологов, сторонников наследования приобретенных признаков (например, Э. Коп, Т. Эймер, К. Циттель, Н. Н. Яковлев), получают объяснение, не требующее уступок этой гипотезе; 7) значение определенной изменчивости особенно велико в сельскохозяйственной практике. Устойчиво повторяющиеся из года в год высокие урожаи сельскохозяйственных растений невозможны без внесения удобрений, борьбы с вредителями, без всего комплекса агротехнических мероприятий. Смысл этого комплекса — обеспечение определенных изменений у всех выращиваемых растений, ибо, как писал Н. В. Вавилов, «в решении вопроса об урожайности данного сорта и качестве зерна эта ненаследуемая изменчивость имеет решающее значение»<sup>16</sup>.

То же самое справедливо и в животноводстве. Улучшение кормления и содержания домашних животных,

<sup>16</sup> Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы. М.: Сельхозгиз, 1935, с. 53.



раздой коров, тренинг лошадей, вопреки представлениям сторонников наследования приобретенных признаков, не вызывают соответствующих изменений генома, но без них невозможно выявление его потенциальной продуктивности.

«Относительно наследственного влияния упражнения часто утверждают,— писал В. Иогансен в 1909 г.,— что среднее повышение продукции молока у коров в течение последних десятилетий обусловлено «упражнением», которому частично подвергаются, из поколения в поколение, отдельные особи соответствующих молочных пород... Гораздо правильное предположение, что «улучшенный» с течением времени уход и кормление, а также более тщательное и более методичное доение играют здесь главную роль»<sup>17</sup>.

Иначе говоря, и в этом случае ненаследуемые определенные изменения, вызываемые кормлением и уходом, оказываются весьма существенными. Только на их основе строится вся селекционная работа, преследующая цель дальнейшего повышения продуктивности путем размножения генотипов с лучшими хозяйственно-ценными потенциями; 8) новый смысл приобретают мысли Ф. Энгельса, нашедшие отражение в статье «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека». В этой статье также речь идет фактически не о наследовании приобретенных признаков, а об определенных изменениях, вызванных новым отношением к среде в результате трудовой деятельности и активной перестройки окружения; 9) получают объяснение загадочные явления акцелерации и секулярного тренда. Изменение жизни людей в итоге научно-технической революции должны неизбежно вызывать определенные изменения в биологической организации человека. Они, действительно, и происходят. Задача заключается в том, чтобы эти изменения объективно оценить и понять их значение для будущего человечества; 10) определенные изменения не обязательно должны носить характер адаптивных модификаций. Это могут быть и безразличные изменения типа морфозов. Они также составляют важный резерв формообразования. Появляясь у всех особей эволюирующей группы в качестве ответа на необратимые изменения среды, безразличные опреде-

<sup>17</sup> Johannsen W. Elemente der exacten Erblchkeitslehre. Jena, 1909, s. 338.



ленные изменения сохраняются до тех пор, пока среда вновь не изменится. Вероятно, это один из наиболее распространенных способов возникновения безразличных признаков.

На основе безразличных признаков, какими бы путями они не возникали, в ходе эволюции впоследствии возникают важные приспособления, например покровительственная окраска. Таковая развилась на базе окрашенных продуктов обмена веществ у многих животных при появлении руководствующихся зрением хищников.

Выяснение действительного значения определенных изменений фенотипа в эволюции, конечно, ни в какой мере не снижает роли в этом процессе естественного отбора. Во-первых, сохраняются лишь те определенные изменения, которые в конкретных условиях среды не препятствуют выживанию. Во-вторых, на фоне определенных изменений иначе проявляется неопределенная изменчивость. Происходит своеобразная переоценка ценностей различных генотипов, как это было в экспериментах, демонстрирующих роль условий развития в отборе.

Иначе говоря, несмотря на большое значение в эволюции определенной изменчивости, стойкие преобразования генотипов в ходе исторического развития видов осуществляются только путем естественного отбора неопределенных наследственных изменений.

Генотипический характер первичной дивергенции представляет собой генеральный путь эволюционной дифференциации живого компонента биосферы.

### Пример эволюции крупной группы организмов

Роль различных эволюционных факторов в становлении крупной группы организмов хорошо прослеживается на примере эволюции перепончатокрылых насекомых, детально изученной советским энтомологом С. И. Малышевым (1962). Перепончатокрылые — один из наиболее многочисленных и процветающих отрядов насекомых, включающий более 250 тыс. видов различных ос, пчел, муравьев, наездников, орехотворок, рогохвосток и пилильщиков.

Предки перепончатокрылых зародились около 300 млн. лет назад, были сапрофитами. Их потомки сохранились и сейчас в виде панорп-скорпионниц, продолжающих питаться гниющими остатками растений и погибшими на-





Рис. 44. Самка панорпы (*Panorpa communis*), откладывающая яйца на землю (по Грассе)

секомыми. От питания растительными остатками было просто перейти к питанию опавшей пылью голосеменных или спорами папоротников.

С. И. Малышев показал, что и ныне живущие панорпы способны поедать пыльцу растений (рис. 44). Следующий шаг — питание пылью соцветий хвойных, затем — сочными частями голосеменных, а впоследствии покрытосеменных растений. Так, из сапрофитов в пермский период — 250 млн. лет назад — возникли фитофаги, потомки которых дошли до нас в виде пилильщиков, весьма богатой видами группы перепончатокрылых.

Приспосабливаясь к жизни на различных частях растений, некоторые пилильщики стали откладывать яйца под кожицу растений. Вместе с яйцом выделялось активное вещество, вызывающее раздражение ткани растений. В результате возникал галл, внутри которого жила и питалась вылуплявшаяся из яйца личинка. Галлы не могли не привлечь к себе внимания других насекомых из тех же галлообразователей. Ведь стенки галла, более богатые белком, чем другие части растения, были весьма ценным кормом. Проникновение в чужие галлы, равно как и в чужие гнезда, — явление, широко распространенное в природе. Оно получило специальное название — инквилинизм. Насекомые, откладывающие яйца в чужие галлы или гнезда, называются инквилинами, или «насекомыми-кукушками». В качестве инквилинов среди галлообразо-



вателей могли выступать такие, которые утратили способность выделять в ткани листа вместе с яйцом активное вещество, вызывающее образование галла, либо не обладали этой способностью вообще. Личинка, отложенная инквилином в галл, неизбежно должна была встретиться с личинкой хозяина, вступив с ней в конкурентные отношения из-за запасов пищевых веществ галла.

Как показал С. И. Малышев, в подобных случаях даже личинки растительноядных пилильщиков, такие как понтония, не остаются безразличными друг к другу: одна из них нападает и уничтожает побежденную. Если истребление личинки хозяина первоначально имело смысл лишь как уничтожение конкурента, то затем оно превратилось в необходимое условие развития. Механизм подобного превращения продемонстрирован в 1941 г. автором книги в опытах по отбору на холодоустойчивость личинок дрозифилы. По-видимому, лучше росли те личинки-инквилины, которые начали свое развитие с питания тканями личинки хозяина. Развилась и способность насекомого-инквилина откладывать яйцо на яйцо хозяина. Когда самку насекомого стал привлекать не галл, а яйцо, создались предпосылки для перехода к следующей фазе — откладыванию яиц на яйца других видов. Возникли хищники-яйцееды.

Так появились и новые формы перепончатокрылых — наездники. Их развитие включает несколько стадий. Первые яйцееды откладывали яйца на яйца близких форм, затем развивалось питание за счет яиц насекомых других отрядов. Одна из ветвей перешла на паразитизм внутри одного яйца; в результате появились самые мелкие формы насекомых, не превышающие 0,1 мм.

Параллельно с усовершенствованием способности откладывать яйца внутрь яиц других насекомых расширился ассортимент жертв. Наездники-яйцееды начали даже спускаться под воду, поражая яйца плавунцов, стрекоз, водяных клопов. Часть наездников перешла вторично на растительное питание — на клетки растительного зародыша. Специализированная группа перепончатокрылых — орехотворки — использовала способность сложившейся ткани переходить в менее дифференцированное или даже эмбриональное состояние. В результате жизнедеятельности личинок вегетативная ткань разрасталась, давая галлоподобную питательную эмбриональную ткань.



Наездники, поражающие яйца других насекомых, «открыли» еще один способ питания. Отложенное яйцо паразита задерживается в развитии до тех пор, пока яйцо хозяина не разовьется в более или менее взрослую личинку. Лишь после этого вылупившаяся из яйца паразита личинка нападает на личинку хозяина и быстро ее пожирает. Так возникли крупные формы наездников.

С. И. Малышев описывает совершенно поразительные случаи приспособления наездников к существованию на самых различных жертвах, демонстрируя тем самым исключительные способности перепончатокрылых к овладению самыми различными источниками жизнедеятельности. Приспособительная эволюция предков наездников привела к возникновению существенно различных групп перепончатокрылых — ос, муравьев, пчел. Возникли изумительные по совершенству инстинкты, не раз ставившие в тупик исследователей. При этом обычно забывают о миллионах лет приспособительной эволюции и совершенно упускают из виду целостный характер эволюционного процесса. Не все особи откладывают яйца в оптимальных условиях. Причин тому две: ограниченность оптимальных условий и активный выбор некоторыми особями условий, отличных от оптимальных. В результате возникают предпосылки для образования новой формы.

Какие при этом действуют механизмы?

1. Способность к размножению, неизбежно приводящая часть особей к выходу за пределы оптимальной привычной среды.

2. Наследственная гетерогенность, обнаруживаемая в форме различий в признаках фенотипа и, следовательно, в различной способности выбирать условия, несколько отличные от оптимальных, и оставлять в них потомство.

3. Способность изменяться под влиянием развития в условиях, отличных от нормальных. При этом могут изменяться как морфологические признаки, так и физиологические особенности и особенности поведения.

4. Приобретение личинкой информации о новой среде и сохранение этой информации взрослой формой, выражающееся в выборе определенных условий среды развития личинки.

5. Постепенное изменение биотической среды посредством экологического механизма обмена генотипической информацией в ходе естественного отбора.



Приобретение новой информации, таким образом, достигается путем закрепления новой связи со средой.

Так многообразно протекает макроэволюция видов и более крупных таксонов. Здесь тоже имеют место микроэволюционные процессы, однако их качественная специфика обусловлена местом эволюирующей группы в биосфере, взаимоотношениями с другими организмами и абиотическими факторами. Решающую роль играют опять-таки фенотипы — механизмы специфической трансформации энергии, вещества и внешней информации. Но основным фактор преобразования внешней информации в информацию генотипа, конечно, естественный отбор.

Законо  
категор  
ры к с  
делах  
между о  
1. С  
гические  
можност  
измени  
ся, реак  
к приспо  
ливых. С  
ются, ка  
специали  
известны  
конце пр  
ного. Та  
среде би  
пать в х  
из приме  
вымирани  
вом пери  
ным вида  
2. Вза  
сферы в



ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ  
БИОСФЕРЫ

Мы должны представить себе картину большой мировой машины, или трансформатора энергии, состоящего из множества подчиненных единиц, каждая из которых в отдельности и все вместе, как целое, участвуют в едином круговороте.

А. Лотка

Закономерности эволюции биосферы обусловлены тремя категориями факторов: своеобразием отношения биосферы к среде, взаимодействием живого и неживого в пределах биосферы, особенностями взаимных отношений между организмами.

1. Среда биосферы, включающая космические, геологические и геохимические факторы, определяет саму возможность существования жизни. При ее существенных изменениях биосфера вынуждена к ним приспособливаться, реагируя вымиранием групп организмов, не способных к приспособлению, и усиленным развитием более выносливых. Об этом уже шла речь в главе второй. Сохраняются, как правило, одноклеточные и сравнительно мало специализированные многоклеточные. Происходит то, что известный американский палеонтолог Э. Коп назвал в конце прошлого века переживанием неспециализированного. Таким образом, во время критических изменений в среде биосферы живое бывает вынуждено как бы отступать в ходе прогрессивной эволюции. В качестве одного из примеров подобных отступлений можно указать на вымирание высокоспециализированных рептилий в меловом периоде, уступившим место сравнительно примитивным видам млекопитающих.

2. Взаимодействие живого и неживого в пределах биосферы включает контуры обратных связей и потому, по



мере развития жизни, биосфера начинает выступать в качестве саморегулирующейся системы. Способность к саморегуляции обеспечивает относительную устойчивость биосферы в целом, равно как и ее отдельных компонентов-биогеоценозов. Эта устойчивость обязана точному воспроизведению всех элементов биосферы на всех ее уровнях. Точность воспроизведения в свою очередь зависит от особенностей воспроизведения живого.

3. Живая составляющая биосферы подчиняется биологическим факторам, среди которых особое значение имеют наследственность, изменчивость, особенности формирования фенотипа, борьба за существование и естественный отбор.

Закономерности эволюции неживых компонентов биосферы в последнее время детально рассмотрены в монографиях М. И. Будыко (1977), А. П. Виноградова (1967), А. И. Перельмана (1973, 1975). Поэтому здесь будут представлены преимущественно закономерности эволюции биоты как ведущей части биосферы.

### Структура жизни

Особую роль в структуре жизни играет особь. Ламарк и его последователи выводили всю эволюцию из изменений, происходящих в особях. Известный советский эволюционист К. М. Завадский (1971) назвал такой подход «организмоцентризмом». Неодарвинисты, напротив, не считали особь существенной.

Выяснение роли в эволюции определенной изменчивости показало, что в случае необратимых изменений среды признаки особи, ее фенотип, также могут изменяться необратимо, причем более или менее одинаково у всех членов популяции. Особь приобретает значение не только как объект отбора, но и как концентратор внешней информации. Оставляя для размножения те или иные особи и, следовательно, их генотипы, естественный отбор сохраняет способы интеграции внешней информации, т. е. конкретные фенотипы. Особь — основной субстрат жизни, в котором накапливается наследственная информация, исторический опыт. Не случайно именно особи характеризуются наибольшей интегрированностью.

Можно составить ряд прогрессивного усложнения внутренних связей.



Биосфера состоит из относительно независимых биогеоценозов, в совокупности составляющих экосферу, и связанных с ней неживых компонентов планеты. Биогеоценоз — совокупность популяций различных видов, приуроченных к определенному местообитанию. Виды связаны друг с другом различными категориями связей более тесно, чем биогеоценозы. Видовая популяция — уже некая целостность, особенно, если учесть генеалогические связи между поколениями; особь — в высшей степени интегрированное единство разнородных частей.

В силу специфических особенностей каждый структурный уровень биосферы играет свою особую роль в ее эволюции. Особь — это в первую очередь лаборатория новообразований; популяция — первичная ячейка деятельности естественного отбора; биогеоценоз — первичная ячейка эволюции, в нем содержатся все основные компоненты биотического круговорота; наконец, биосфера — многокомпонентная саморегулирующаяся система, сохраняющая относительную устойчивость и способная прогрессивно развиваться. Новое появляется в особи, а его конечная судьба и значение определяются положением вида в биосфере.

Анализ циклической структуры жизни позволяет обнаружить еще одну весьма существенную особенность организации живого. Многие крупные таксоны животных и растений в ходе адаптивной радиации распадаются на сходные экологические типы. Так, например, среди отрядов насекомых и позвоночных существуют аналогичные жизненные формы: растительноядные, хищники, сапрофаги. Среди водных ракообразных различных отрядов встречаются фильтраторы, хищники, растительноядные формы. Хищники и паразиты есть не только в мире животных, но и среди грибов и зеленых растений. Подобный параллелизм в образовании сходных адаптивных форм в различных таксонах увеличивает сложность организации жизни. Цикл оказывается составленным из большого числа параллельных нитей, сплетенных в «объемистый канат» из отдельных взаимодействующих видов. Новые виды не всегда заменяют старые, а, вплетаясь в циклическую структуру жизни параллельно с существующими, делают ее более прочной. При этом между параллельными нитями (птицы и звери, насекомые и грибы и т. д.) возникают конкурентные отношения, создающие инфор-



мационные связи — предпосылку к усложнению организации. Подобное «утолщение» цикла жизни также представляет собой один из аспектов ее прогрессивного развития.

С точки зрения систематики, структура биосферы выглядит как иерархическая система: виды объединяются в роды, роды — в семейства, затем идут отряды, типы. В соответствии с классическими представлениями, развитие жизни происходило путем последовательных дивергенций. В результате подобного процесса разновидность становилась видом, вид давал начало роду, род — семейству и т. д. Так выглядит процесс развития жизни, если в качестве отправного пункта избрать вид. Возможна, однако, и другая точка зрения: крупные таксонические единицы произошли не в итоге развития более мелких, а наоборот, мелкие представляют собой продукт дифференциации крупных.

Если рассматривать эволюцию жизни как процесс дифференциации материи, вторая точка зрения представляется более правильной. Ведь сначала возник круговорот органического вещества, в котором постепенно выделились отдельные виды организмов. Дивергенция выступает как способ дифференциации живого. В грубые отношения синтетиков и деструкторов постепенно встраиваются все новые и новые звенья. При этом дифференциация большой системы представляется как прогрессирующая интеграция ее элементов во все новые сгустки организации. Так происходило образование химических элементов в космосе, так образовывалось органическое вещество, так создавались первые организмы, так возникли первые многоклеточные и т. д. На этом же принципе основывается индивидуальное развитие особи. Специфическая интеграция малоспецифической внешней информации ведет к дифференциации организма на ткани, системы органов. Во всех случаях малодифференцированное возникает раньше специального, а специальное развивается как прогрессирующая интеграция элементов малоспецифического.

Мозг высших организмов — наиболее удивительный продукт дифференциации материи — возник как итог интеграции нервных элементов. Его основное назначение — обеспечение выживания сложных организмов в сложной среде. Американский математик Г. Цопф пишет: «Мозг (или его «интересные» части, если здесь вообще уместно

пользователю  
емлемую  
системой,  
пое выхват  
не то, что  
мы не пред  
ности, кото  
чена не для  
ных пробл  
ежедневной  
торых скуч  
привести в  
шие» умест  
низшим пр  
мозга — ли  
ма важным  
теграции н

Весьма важ  
ность. Она  
целом, так  
ний отдель  
перепончат  
пами, возни  
процветают  
шие в своей  
и новые бис  
не сдали и  
ного процес  
сопоставлен  
земной пове  
организмами  
тельно низк  
одноклеточн  
строению пр  
даленной от

<sup>1</sup> Цопф Г. Отн  
зации. М.: М  
<sup>2</sup> Северцов А.  
М.—Л.: Биом



пользоваться словом «часть») представляет собой неотъемлемую подсистему, не только связанную с остальной системой, но, вероятно, и специфическую для нее. Слепое выхватывание его из целого может дать нам совсем не то, что мы ожидаем... основная масса нервной системы не предназначена для тех «полезных» видов деятельности, которые мы хотим воспроизвести. Она предназначена не для наслаждений чистого мышления о произвольных проблемах, а скорее для ограниченной, грязной ежедневной работы — поддержания и координации некоторых скучных и незаметных мелких констант. Можно привести веские доводы в пользу того взгляда, что «высшие» умственные функции определенно служат грубым низшим процессам<sup>1</sup>. Иначе говоря, высшие функции мозга — лишь надстройка над более простыми, но весьма важными другими его функциями. Они продукт интеграции нервных элементов в коре головного мозга.

### Неравномерность эволюции

Весьма важная особенность эволюции — ее неравномерность. Она обнаруживается как при анализе эволюции в целом, так и при изучении эволюционных преобразований отдельных групп. Прекрасный пример — становление перепончатокрылых. В настоящее время наряду с панорпами, возникшими сотни миллионов лет назад, живут и процветают высшие перепончатокрылые, далеко ушедшие в своей эволюции. Постепенно завоеывая все новые и новые биотопы, представители этого отряда насекомых не сдали и старых позиций. Неравномерность эволюционного процесса еще более наглядно вырисовывается при сопоставлении высших и низших форм жизни. Ведь на земной поверхности наряду с высшими многоклеточными организмами живет и процветает огромная масса сравнительно низко организованных живых существ. «Весь тип одноклеточных, — пишет А. Н. Северцов, — по своему строению представляет собой пережиток невероятно отдаленной от нас по времени фауны»<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Цонф Г. Отношение и контекст. — В кн.: Принципы самоорганизации. М.: Мир, 1966, с. 419.

<sup>2</sup> Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.—Л.: Биомедгиз, 1934, с. 101.



Кажется, что они остановились в своем развитии. Подобное впечатление обманчиво. Низшие организмы — не какой-то случайный пережиток прошлого, они — необходимая составная часть целостной системы органического мира, основа его существования и развития, без которой невозможен внутренний обмен между членами этой системы.

Органический мир представляется в виде сети взаимодействующих видов, охватывающей практически весь земной шар. Высшие организмы выделяются как сгустки живого вещества, концентраторы продуктов синтеза низших форм. Многоклеточные становятся как бы «кладовыми» органического вещества, в силу чего они приобретают функцию своеобразных инициаторов новых форм биохимической активности низших организмов (поставляя все новые и новые субстраты). Они создают предпосылки для проникновения одноклеточных в биотопы, ранее ими не освоенные (глубины океана, пещеры, ткани многоклеточных). Иначе говоря, с появлением на Земле многоклеточных взаимозависимость между видами еще более усложняется, одновременно увеличивается устойчивость органического мира как целого, освоение живым все новых и новых биотопов.

«У различных микро- и макроорганизмов возникающие в процессе эволюции новые сочетания биохимических реакций далеко не всегда полностью подменяют собой старые звенья обмена, а лишь дополняют их, являются как бы добавочными «надстройками» на прежних внутренних химических механизмах протоплазмы... В связи с изменением условий существования в процессе эволюции и совершенствования обмена на его первичные механизмы накладываются все новые и новые надстройки, у разных организмов разные, но основа организации всей вообще живой материи сохраняется прежней»<sup>3</sup>, — отмечает А. И. Опарин, говоря об эволюции биосинтезов.

Та же закономерность, видимо, проявляется и в эволюции органического мира. В процессе развития живой материи происходит наращивание все новых и новых этажей на достаточно крепком фундаменте одноклеточных организмов. В силу этого основные биогеохимиче-

<sup>3</sup> Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 363, 396.



ские функции живого, без которых невозможно длительное существование жизни на Земле, сохраняются. «Мы можем представить себе мир, населенный только бактериями, но нельзя представить его заселенным только позвоночными или, скажем, только деревьями»<sup>4</sup>. Неравномерность развития органического мира оказывается также своеобразным способом повышения обмена энергией, веществом и информацией между разноорганизованными группами живых существ. Этим путем осуществляется сохранение достигнутого и движение вперед по пути прогрессивного развития. Ясно, что в прогрессивном развитии участвуют не только высшие, но и низшие формы, ферментативный аппарат которых становится все более гибким, позволяющим осуществлять основные биохимические функции гораздо эффективней и экономичней.

Во второй главе, когда шла речь об эволюции материи, подчеркивалась неравномерность этого процесса. По-видимому, неравномерность эволюции органического мира представляет собой частичный случай глобальной закономерности, выражающийся в том, что было представлено в виде «Эволюционного ландшафта». Иначе говоря, неравномерность развития принадлежит к числу фундаментальных закономерностей развития материи; она проявляется на всех уровнях ее эволюции от формирования звезд и галактик до возникновения многообразия форм жизни.

Проблема неравномерности эволюции имеет еще один аспект. Неравномерно развиваются не только представители различных групп организмов. Одна и та же, достаточно крупная группа в разные периоды своей истории развивается с различной скоростью. А. Мюллер (1955) проследил динамику формирования числа родов у разных классов позвоночных животных. У амфибий максимальное количество родов образовалось в карбоне; темп родообразования крайне замедлился в юре и в мелу, он несколько возрос в середине третичного периода. Темп родообразования рептилий был наивысшим в перми, конце триаса, в мелу, частично в третичное время; в середине триаса, в начале юры и в начале третичного периода он был минимальным. Если учесть темп образования родов всех позвоночных (5105 родов), обнаруживается его от-

<sup>4</sup> Гробстайн К. Стратегия жизни. М.: Мир, 1968, с. 132.



носительно равномерное нарастание с силура до конца третичного периода.

Причины изменения темпов эволюции отдельных групп трудно объяснить, если искать их в пределах этих групп. Напротив, они становятся очевидными в свете представлений об эволюции биосферы. В ходе ее развития происходят закономерные изменения среды жизни каждой эволюирующей группы, а следовательно, и переоценка приспособленности групп. Немалое значение имеют и изменения среды биосферы. Во всех случаях, однако, ведущую роль в процессе приспособления к изменившимся условиям играют взаимные отношения между организмами, не случайно названные Дарвином самыми важными из всех отношений.

### Единство жизненного субстрата

Жизнь возникла более 3 млрд. лет назад и не прекращается. Организмы, живущие ныне, представляют собой прямых потомков первичного протобиоценоза или протобиоценозов. «Подобно тому как жизнь нового существа есть не что иное, как продолжение жизни существ, ему предшествовавших, и протоплазма его есть также не что иное, как распространение протоплазмы его предков. Это все та же протоплазма, это все одно и то же существо»<sup>5</sup>, — писал Клод Бернар. Современные данные о принципиальном сходстве основного субстрата жизни всех организмов придают мысли замечательного французского физиолога особую актуальность.

Можно привести несколько категорий фактов, доказывающих единство жизненного субстрата всех организмов. На первое место, конечно, следует поставить данные, подтверждающие, что все организмы пользуются одним и тем же генетическим кодом. «Азбука жизни» у всех организмов одинакова.

Как результат существования единого наследственного кода оказалась возможной передача у бактерий наследственных признаков не непосредственно от клетки к клетке, а через бактериофагов. С. М. Гершензоном (1965) получены данные о том, что отдельные наследственные

<sup>5</sup> Бернар К. Курс общей физиологии. СПб.: Изд-во Билибина, 1878, с. 172.



особенности высших организмов могут также передаваться от особи к особи, а может быть, и от вида к виду посредством вирусов. Открывается возможность генотерапии, т. е. исправления наследственных дефектов ДНК путем переноса нормальной ДНК с помощью вирусов в дефектные клетки. Первые весьма обнадеживающие результаты в этом направлении были получены в 1971 г. сотрудниками американского института здравоохранения К. Мериллом, М. Гейером и Д. Патрициани. Некоторые люди страдают тяжелой наследственной болезнью. У них отсутствует фермент, способный перерабатывать галактозу (составную часть молочного сахара). За синтез фермента ответствен определен ген, довольно широко распространенный у различных организмов. Имеется он, в частности, у бактерий — кишечной палочки. Мерилл и его сотрудники использовали культуру тканей больного человека. Растущие в культуре фибробласты (клетки соединительной ткани) также не были способны перерабатывать галактозу. С помощью бактериофага ученым удалось перенести ген, ответственный за синтез недостающего фермента, из кишечной палочки в фибробласт человека. После этой операции фибробласт стал синтезировать отсутствующий ранее фермент, и галактоза начала успешно перерабатываться.

Другая категория фактов — гибридизация соматических клеток. Биологи и медики давно и с большим успехом пользуются методом культивирования клеток тела вне организма. Ж. Барский, С. Сорье и Ф. Корнефер в 1961 г. смешали культуры двух различных типов раковых клеток мыши, различающихся по некоторым морфологическим признакам, в частности по форме хромосом, и через несколько месяцев обнаружили клетки-гибриды. В них содержались хромосомы клеток исходных культур. В некоторых случаях гибридные клетки обладали даже большей жизнеспособностью, чем исходные.

После того как методика гибридизации клеток различных штаммов одного и того же вида была разработана, различные исследователи предприняли попытки гибридизировать соматические клетки, взятые от разных видов. Успешной оказалась гибридизация соматических клеток мыши и крысы, хомячка и мыши и, наконец, мыши и человека. Гибриды соматических клеток мыши и человека по форме больше походили на клетки мыши.



Это объяснялось тем, что в них сохранились все хромосомы мыши и лишь немногие — от 2 до 15 — из 46 хромосом человека.

Совместимость соматических клеток таких далеко эволюционно разошедшихся форм, как мышь и человек, конечно, весьма удивительна. Она указывает на сохранение в течение миллионов лет принципиального сходства основных жизненных отправлений клеток, несмотря на большие различия в индивидуальном развитии особи. Эти факты особенно интересны еще и потому, что хорошо установлена несовместимость яйцеклетки и спермия, принадлежащих к разным видам. По-видимому, несовместимость половых клеток возникла не как побочный результат дивергенции, а как специальное приспособление, препятствующее гибридизации.

Еще одна категория фактов — это явления паразитизма и симбиоза, но об этом уже говорилось раньше. Все эти факты показывают, что, несмотря на поражающее многообразие форм жизни, в ее основе лежат одни и те же фундаментальные процессы, роднящие нас не только с отдаленными предками, но и со всеми ныне живущими организмами. «Поскольку мы признаем реальную прямую или косвенную материальную непрерывность всех видов, — писал в 1956 г. итальянский зоолог Г. Колози, — то совокупность всех видов современности и прошлого составляет, так сказать, один организм, сложенный из комплекса частей (видов), дифференцировавшихся, но связанных между собой»<sup>6</sup>.

### Движущие силы и приспособительная форма эволюционного процесса

В биологии было много попыток ответить на вопрос об основных движущих факторах эволюции. Для одних жизнь развивается, повинаясь некоему жизненному порыву. Для других ее развитие тождественно с ростом. Третьи в качестве движущих сил называют наследственную изменчивость, отбор и изоляцию. Наконец, четвертые на первое место выдвигают естественный отбор. При этом, к сожалению, не всегда ясно различаются два понятия:

<sup>6</sup> Colosi G. Filogenesi e sistematica. — XXVIII Convegno dell'Unione Zoologica Italiana, Napoli — Salerno, 1956, p. 799.



хромо-  
46 хро-  
еко эво-  
век, ко-  
ранение  
ства ос-  
отря на  
оби. Эти  
хорошо  
спермия,  
, несов-  
обочный  
пособле-

движущие силы эволюционного процесса и его приспособительная форма. Вода в реке течет, подчиняясь силе тяжести, форма реки определяется ландшафтом местности, обуславливающим конфигурацию ее берегов. Без берегов рек не бывает, но не берега движут воду в реке.

Органическую эволюцию движет никогда не затухающее противоречие между безграничной способностью к воспроизведению и ограниченной возможностью на каждом данном историческом этапе использовать материальные ресурсы внешней среды. Активная сторона противоречия — способность к воспроизведению, обусловленная синтезом макромолекул протоплазмы, т. е. то, чем живое отличается от тел неживой природы.

Вслед за Эразмом Дарвином, часто независимо от него, столь различные исследователи, как Ч. Дарвин, В. И. Вернадский, Н. К. Кольцов, Т. Г. Морган, Дж. Хаксли, почти в одних и тех же выражениях говорят о способности к умножению своего рода как о наиболее характерном свойстве живых существ при сопоставлении их с телами неживой природы. И. И. Шмальгаузен пишет о способности к самовоспроизведению как о само собой разумеющейся предпосылке эволюционного процесса.

Способность к воспроизведению может быть осуществлена лишь будучи облеченной в форму приспособительного процесса. Первое условие, которое должно выполняться и фактически выполняется, — это наличие биотического круговорота, основанного на взаимодействии фотосинтетиков и деструкторов. Длительно воспроизводиться могут только круговые процессы. Поэтому и жизнь с ее способностью к воспроизведению могла возникнуть и развиваться лишь в форме круговорота органического вещества. После работ В. И. Вернадского и американского математика А. Лотки, а также в связи с проникновением в биологию идей кибернетики этот вывод становится все более очевидным.

Способность к воспроизведению приводит к тому, что можно назвать «давлением жизни». В результате «давления жизни» происходил и происходит захват наследственно-гетерогенным живым новых мест. Захват нового места (нового источника вещества или энергии) неизбежно сопровождается изменениями живого. Если это изменение в новых условиях жизнеспособно, оно сохранится, если нет — погибнет. В случае выживания орга-



анизм приобретает информацию о новом способе взаимодействия со средой.

Естественный отбор, как об этом неоднократно писал Дарвин, не может вызывать изменчивость. Однако, закрепляя признаки, он придает наследственной изменчивости определенную фенотипическую форму, тем самым предопределяя дальнейшие эволюционные возможности. Обуславливая приспособительную форму эволюционного процесса, естественный отбор выступает как творческий фактор эволюции.

Теория естественного отбора создана Ч. Дарвином более 100 лет назад. Однако и по сей день биологи различных научных направлений по-разному оценивают значение этого агента: для одних отбор, несомненно, является единственным и достаточным фактором, вызывающим эволюционный прогресс; по мнению других, отбор сам по себе ничего создавать и ничего усиливать не может. Он не является творческим фактором исторического развития. Третьи допускают, что даже без естественного отбора эволюция могла бы иметь место. Такое различие во взглядах зависит от того, что разные исследователи вкладывают в метафорическое выражение «естественный отбор» неодинаковое содержание.

Естественный отбор представляет собой выражение и результат взаимодействия организмов в биосфере. Это взаимодействие противоречиво. Каждому живому существу, в силу закономерностей роста и размножения, присуща тенденция извлекать из окружения максимальную пользу. Поскольку, однако, подобная тенденция присуща всем соревнующимся, она неизбежно ведет к ограничению экспансионистских устремлений каждого. Это ограничение выражается в отстранении от размножения особей, менее приспособленных к конкретным условиям существования, к взаимному приспособлению видов.

При изменении условий соотносительная плодовитость разных особей, популяций, видов изменяется. Ранее побеждаемые могут становиться победителями. Иначе говоря, характер борьбы за существование и специфика естественного отбора определяются особенностями биосферы. Биосфера в целом в конечном итоге обуславливает, какая из конкурирующих тенденций получит преимущество. Внешне это выражается в переживании одних и гибели других.



При таком понимании естественный отбор в принципе не отличается от факторов индивидуального развития особи. В самом деле, клеточное ядро характеризуется различными, явно конкурирующими процессами. Специфика взаимодействия с цитоплазмой определяет, какие из процессов получают преимущественное развитие. Клетка в системе многоклеточного организма также характеризуется наличием различных потенций. Какая из этих потенций будет выбрана и получит развитие, зависит от места клетки в системе организма. Организм «выбирает» из набора тенденций, присущих клетке, тенденции, соответствующие ее месту в организме. Когда зачаток глаза тритона (глазной бокал), растущий от зачатка мозга, изнутри касается поверхностного слоя клеток, клетки уплощаются и превращаются в зачаток хрусталика глаза. Если воспрепятствовать контакту, хрусталик не развивается. Можно зачаток глаза пересадить в другое место, под слой клеток будущей кожи. В этом случае над глазным бокалом вместо кожи развивается хрусталик. Иначе говоря, клетки будущей кожи обладают несколькими возможностями развития. Взаимодействие с глазным бокалом направляет их специализацию в сторону хрусталика.

Наконец, специфика развития, заключенная в гено-типе, реализуется по-разному в зависимости от особенностей среды. Среда определяет (т. е. в сущности тоже «выбирает»), какая из возможностей развития осуществится.

Сколь ни различны приведенные примеры, в них действительно обнаруживается нечто общее: возникновение нового в результате взаимодействия активных, обладающих многими потенциями систем. Иначе говоря, во всех случаях мы имеем дело с обменом специфичностью (информацией) между взаимодействующими членами системы более высокого порядка (клетка, ткань, организм, популяция, вид, биогеоценоз, биосфера).

Сходство между развитием зародыша из яйца, эволюцией видов под контролем естественного отбора и эволюцией биосферы оказывается значительно большим, чем кажется при одностороннем подходе к этим процессам. Во всех случаях возникновение нового — развитие — оказывается результатом взаимодействия сложных активных частей системы. Непременным итогом такого взаимодей-



ствия являются различные формы отбора и выбора. Открытый Дарвином естественный отбор, таким образом, представляет собой частный случай универсальной закономерности развития, свойственной всей природе. С его помощью происходит накопление наследственной информации. Поскольку в разных условиях интегрируется разная информация, естественный отбор выступает как фактор видообразования. Таким образом, и в этом случае возникновение нового обусловлено интеграцией элементов предыдущего уровня развития. Интегрирующий фактор — естественный отбор, интеграция, как и в ранее перечисленных примерах формирования нового, предшествует дифференциации.

Жизнь начинает вырисовываться в виде спирали, состоящей из двух основных ветвящихся стволов (фотоавтотрофов и гетеротрофов). В отличие от ветвей деревьев ветви жизни находятся в постоянном взаимодействии друг с другом, образуя экологическую сеть. Спираль движется за счет квантов света; в нее постоянно вовлекаются минеральные элементы, образуя вместе со спиралью биосферу. Поглощая все новые и новые порции энергии, трансформируя вещество, используя различные источники информации, жизнь расширяется. Постоянно возникает противоречие между потенциально безграничной способностью к размножению и ограниченными возможностями на каждом данном историческом этапе использовать новые материальные средства к существованию. Это противоречие между живым и неживым исторически разрешается на базе изменчивости и естественного отбора путем овладения новыми источниками жизнедеятельности, что ведет к прогрессивному расширению взаимодействия между биотическим и абиотическим, к постоянным перестройкам биотических отношений и среды жизни, к накоплению информации.

При изменениях в биосфере, вызванных разными причинами, биотическими и абиотическими, не все организмы оказываются в равной степени способными продолжать свое существование. Вымирают, как правило, относительно специализированные виды. Односторонние и узкие связи со средой заменяются более широкими и многосторонними. Содержание жизни все время меняется. Устойчивость жизни возрастает. В главе 5 было показано, что возникновение относительно стабильных при-

знаков пре  
вость внеш  
мо, имеет  
здесь сохр  
менчивости  
живого, та  
изменчивос  
Жизнь  
терминиров  
обеспечива  
довательно,  
ку в резуль  
изменяется  
тиворечие с  
щиеся в из  
того, созда  
и приобрете  
следовательно  
ее содержа  
жизни.  
Живое  
окружающе  
Энергия, пр  
процессе жи  
считают А.  
ность жизни  
ганизмы, п  
порцию фот  
энергию, за  
преимущест  
ся в биотич  
личивая сум  
Вещество  
постоянные  
сферы жизн  
но, происхо  
ного в биоти  
сти развития  
круговорот  
в настоящее  
дило явное  
живого в ка  
го происхож



знаков представляет собой реакцию живого на изменчивость внешних факторов. Собственно, то же самое, видимо, имеет место и в эволюции биоса в целом. Ведь и здесь сохраняется лишь то, что выживает вопреки изменчивости условий жизни. Относительная стабильность живого, таким образом, представляет собой реакцию на изменчивость внешних факторов.

Жизнь представляет собой своеобразное единство детерминированности и случайности. Законы детерминизма обеспечивают передачу накопленной информации и, следовательно, сохранение достигнутого. Однако, поскольку в результате жизнедеятельности и абиогенных причин изменяется среда, строгий детерминизм вступает в противоречие с реальностью. Законы случайности, проявляющиеся в изменчивости, ведут к разрушению достигнутого, создавая предпосылки для выхода из противоречия и приобретения новой информации. Сохранение жизни, следовательно, возможно лишь при постоянном изменении ее содержания. Эволюция — неотъемлемая особенность жизни.

Живое существует за счет постоянного притока из окружающей среды энергии, вещества и информации. Энергия, преимущественно фотоны света, используется в процессе жизни однократно, она течет через систему. Как считают А. Лотка и В. И. Вернадский, энерговооруженность жизни с ходом эволюции должна возрастать. Организмы, приобретшие способность усваивать новую порцию фотонов или лучше использующие химическую энергию, запасенную в других организмах, получают преимущества и в ходе эволюции постепенно включаются в биотический круговорот, рационализируя его, увеличивая суммарный поток энергии через живую систему.

Вещество, входящее в круговорот жизни, испытывает постоянные превращения. В результате расширения сферы жизни в течение геологических периодов, очевидно, происходило увеличение массы вещества, вовлеченного в биотический круговорот. Однако прямой зависимости развития жизни от массы вовлеченного в жизненный круговорот вещества не наблюдается. Во всяком случае в настоящее время. В некоторые периоды жизни происходило явное ее уменьшение, например захоронение массы живого в каменном угле и других ископаемых биогенного происхождения. По-видимому, по мере расширения



жизни имело место включение в биотический круговорот все новых минеральных элементов, увеличивающее химическое разнообразие субстрата жизни.

Что весьма существенно изменяется в процессе эволюции, так это организованность жизни и, следовательно, мера организованности — запас информации. Консервация информации в форме молекулярных, морфофизиологических структур в характерных чертах биотического круговорота — наиболее важная особенность органической эволюции как ведущего процесса в эволюции биосферы.

В первых главах неоднократно обсуждался вопрос об основных условиях возникновения сложного из относительно простого. Эти условия сохраняют свое значение на всех этапах развития жизни.

1. Биосфера представляет собой многокомпонентную иерархическую систему.

2. Различные компоненты системы связаны между собой разными категориями связи. Наиболее стабильные связи сохраняются (т. е. отбираются!).

3. Имеется постоянный источник энергии — излучение Солнца.

4. Прогрессирующая буферность биосферы, обусловленная ее многокомпонентностью, обеспечивает стабильность вновь возникающих систем. Ведь в итоге отбора сохраняются лишь достаточно стабильные системы.

5. Наследственная изменчивость, изменение условий жизни в итоге жизнедеятельности, а также в результате абиогенных причин открывают неограниченные возможности прогрессивной эволюции.

### Условия формообразования

Изучение истории развития жизни на Земле позволило обнаружить чрезвычайно интересные явления. В древнейшей системе палеозойской эры — кембрии — уже встречались все типы беспозвоночных животных. В силуре найдены остатки всех классов животного мира, за исключением амфибий, птиц и млекопитающих. В последующие периоды формообразование продолжалось, однако новые типы уже не возникали.

Создается впечатление взрывного характера формообразования в первые периоды развития жизни. Причины



подобного, явления следует, конечно, искать в особенностях биосферы того времени. Насыщенность жизнью была невелика, конкурентные отношения между организмами в пределах вида и между видами были слабыми и многие мутантные особи имели шансы выжить и оставить потомство. Естественный отбор отметал только неспособных размножаться. Проб было много, а критиков мало. Жизнь переживала период «фантастического экспериментирования». Затем по мере повышения ее плотности на сцену выступило соревнование за использование материальных ресурсов.

Те виды организмов, которые оказались способными извлечь пользу из бесполезных дотоле признаков, продолжали развиваться, неспособные вымирали, освобождая место для других жизненных форм.

Эпохи бурного формообразования повторялись по мере завоевания отдельными видами новых мест на земной поверхности. Каждый раз завоевание нового местообитания, ставя вид на какой-то период времени вне конкуренции с другими видами, сопровождалось интенсивным формообразованием, получившим название адаптивной радиации. История развития жизни на земле полна такими примерами. Достаточно упомянуть адаптивную радиацию различных отрядов насекомых, в частности описанную в предыдущей главе радиацию перепончатокрылых, адаптивную радиацию мезозойских рептилий, расцвет в начале кайнозоя птиц и млекопитающих.

По мере уплотнения и усложнения биосферы усилилась ее буферность. Это выражается, с одной стороны, в повышении устойчивости биосферы по отношению к различным внешним абиотическим воздействиям, с другой — в торможении формообразования. Для распространения нового теперь уже недостаточно, чтобы оно было просто жизнеспособным; в условиях обостренного соревнования с другими видами оно должно стать более жизнеспособным, чем исходное.

Усиление буферных свойств биосферы превращает ее в хорошо отрегулированную систему, обеспечивающую входящим в ее состав видам относительно константную среду существования. Наследственная изменчивость, обуславливающая в ранние эпохи своеобразную эволюционную маневренность видов, при стандартизации среды жизни утрачивает это свойство.



Большое значение приобретает постоянство в воспроизведении признаков, обеспечивающее виду место в биотическом круговороте. Это достигается двумя путями: переходом к различным формам бесполого размножения, что действительно имеет место, и повышением пороговых уровней морфогенетических реакций. Последнее приводит к тому, что изменчивость ДНК перестает проявляться на фоне нормальных морфологических признаков. Это было, в частности, нами обнаружено при анализе проявления наследственной изменчивости у дрозофилы на фоне нормального глаза и глаза, измененного мутацией, — «безглазия».

Постоянство условий воспроизведения резко снижает масштаб определенной изменчивости. Главное значение в эволюции приобретает слабо проявляющаяся неопределенная изменчивость — так называемые малые мутации.

Противоречивые взаимоотношения естественного отбора и формообразования хорошо обнаруживаются в тех случаях, когда по каким-либо причинам интенсивность естественного отбора снижена. В качестве первого примера следует назвать широкую радиацию форм домашних животных и культурных растений. Огромный наследственный потенциал видов, вовлеченных человеком в хозяйственную деятельность, позволил за сравнительно короткий срок создать и лошадку-пони, и огромного тяжеловоза, фантастическое разнообразие пород собак, тонкорунных и курдючных овец, молочных и мясных пород коров, ценнейшие сорта пшеницы, хлопка, картофеля, подсолнечника, кукурузы и т. д.

При формировании новых пород животных и сортов растений использовалась как неопределенная, так и определенная изменчивость. Ведь их создание, как правило, происходило в условиях улучшенного содержания и кормления, с применением тренировки (раздой коров, тренинг рысистых лошадей), с использованием удобрений. Ни одна порода и ни один сорт в том виде, в котором они созданы человеком, не могли бы длительно существовать в природе. Естественный отбор немедленно исключил бы их из числа тех, кто достоин занимать место в биотическом круговороте.

Другой пример — лабораторные культуры различных организмов, в частности дрозофилы. В генетических лабораториях, культивирующих эту муху, длительное вре-



мя сохраняется поразительное разнообразие форм. Здесь и безглазые, и бескрылые, и четырехкрылые; окраска глаз в разных линиях варьирует от бесцветной белой до нормальной красной и от красной разных оттенков до темно-коричневой, цвета сепии. Многие из мутантов, сохраняющиеся в лаборатории, выделены из диких популяций дрозофилы. Но там естественный отбор их немедленно отбраковывает, так как они не выдерживают конкуренции с «нормальными» мухами. В лаборатории соревнование мутантов и нормальных особей отсутствует, естественный отбор сведен до минимума. Поэтому все мутанты и выживают.

Третий пример относится к естественным условиям. Е. Д. Уортингтон изучал фауну рыб рода *Naplochromys* в нескольких африканских озерах. В озерах Виктория-Киога и Эдуард-Джордж отсутствуют крупные хищники. Это благоприятствовало широчайшей радиации видов *Naplochromys*. Одни виды питаются мелким планктоном и имеют маленький рот и волосовидные зубы, другие охотятся за рыбой, у них рот большой с большими зубами, третьи поедают моллюсков, их зубы имеют плоскую коронку, приспособленную для дробления раковин.

Численность эндемичных видов, т. е. видов, свойственных только этим озерам, составляет 58 для озера Виктория-Киога и 18 для озера Эдуард-Джордж. В двух других озерах (Альберт и Рудольф) присутствуют активные хищники — нильский окунь (*Lates*) и рыба-тигр (*Hydrocynon*). В итоге количество видов рода *Naplochromys* снизилось до четырех видов в озере Альберт и до трех в озере Рудольф.

Сходная картина вырисовывается при сравнении фауны рыб в африканских озерах Ньяса и Танганьика, возникших, по-видимому, в раннем кайнозое. В первом из них хищники отсутствуют — число эндемичных видов рыб достигает 171. Во втором озере обитают хищники — число эндемиков снижается до 90, несмотря на то, что в этом озере условия жизни более разнообразны, чем в озере Ньяса.

Нечто аналогичное наблюдается в озере Байкал. Его фауна характеризуется исключительным разнообразием рачков-бокоплавов. Найдено 250 видов, входящих в состав 37 родов, из которых 35 родов — эндемики Байкала. На всей остальной территории Советского Союза известно



всего 28 родов пресноводных бокоплавов; из них широко распространено в наших реках только три рода. По мнению И. И. Шмальгаузена, широкая радиация байкальских бокоплавов вызвана не отсутствием поедающих их хищников, а успешной защитой от хищников взрослых форм; результаты те же, что и при отсутствии хищников.

Сходные явления обнаруживаются при изучении видообразования на изолированных островах. Еще Дарвин описал широчайшую адаптивную радиацию вьюрков на Галапагосских островах, чему также благоприятствовало отсутствие хищников. Со времен наблюдения Дарвина число примеров, подтверждающее усиление формообразования при снижении интенсивности отбора, существенно возросло.

Обсуждая подобные случаи, Дж. Хаксли приходит к выводу: «Сниженное давление отбора благоприятствует повышенной изменчивости. Это справедливо не только для видов или подвидов, но и для целых групп. В первом случае это проявляется в высокой изменчивости, в последнем — в усиленной эволюционной дивергенции и радиации»<sup>7</sup>.

Односторонняя трактовка взаимоотношений естественного отбора и формообразования может привести и действительно привела некоторых ученых к недооценке значения естественного отбора. Известный русский палеонтолог Д. Н. Соболев писал: «Отбор не образует новых жизненных форм, он не создает, а уничтожает»<sup>8</sup>. А вот что говорил один из основателей генетики, крупнейший американский ученый Т. Г. Морган: «...естественный отбор может быть применен для объяснения отсутствия огромного ряда появившихся форм, но это означает только то, что большинство из этих форм не были ценными в смысле выживания. Отсюда следует, что естественный отбор не играет созидающей роли в эволюции»<sup>9</sup>.

В связи с этими высказываниями Соболева и Моргана нелишне напомнить, как понимал взаимоотношение изменчивости и отбора сам Ч. Дарвин: «Несмотря на безусловную необходимость изменчивости, все-таки, если мы посмотрим на какой-нибудь в высшей степени слож-

<sup>7</sup> Huxley J. S. Evolution. The modern synthesis. London, 1963, p. 323.

<sup>8</sup> Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Киев, 1927, с. 38.

<sup>9</sup> Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции, М.—Л.: Биомедгиз, 1936, с. 106.



ный и превосходно приспособленный организм, изменчивость отодвигается на совершенно второстепенное, по сравнению с отбором, место»<sup>10</sup>. И это несомненно так. Благодаря деятельности естественного отбора происходит накопление полезных изменений, извлекается польза из бесполезного, поддерживается определенный уровень организации. Об этом уже шла речь при анализе результатов опытов с отбором на холодоустойчивость у дрозофилы, а также экспериментов, демонстрирующих разрыв связи между плодовитостью самок дрозофилы и размером глаз.

Противоречивые взаимоотношения естественного отбора и формообразования обнаруживаются не только тогда, когда интенсивность отбора снижена, но и в противоположных случаях, когда она возрастает.

Видоизмененные культивированием виды животных и растений, сформировавшиеся вне конкурентных отношений с дикими видами, не выдерживают соревнования с ними и, будучи выпущенными в природу, либо вымирают, либо дичают. Мутантные формы дрозофилы, внесенные в естественные популяции этих мух, очень скоро перестают обнаруживаться. Специальными опытами советских и иностранных ученых было показано, что их концентрация в популяциях быстро падает.

Еще Дарвин обращал внимание на то, что растения и животные — пришельцы с материка, как правило, довольно быстро уничтожают многообразие форм, свойственное океаническим островам. Особенно свирепствуют крысы, мыши, козы, одичавшие свиньи, собаки и кошки. Под их воздействием, в частности, быстро беднеет самобытная фауна и флора Галапагосских островов.

Некоторые насекомые, будучи у себя на родине существами малочисленными и безвредными, попадая в районы, где отсутствуют их враги и конкуренты, превращаются в злостных вредителей, уничтожают урожай культурных растений и древесные насаждения.

Уже эти примеры, число которых можно было бы значительно увеличить, показывают, что развитие внеконкурентных отношений, внеконкурентной борьбы за существование, благоприятствуя формообразованию, вме-

<sup>10</sup> Дарвин Ч. Происхождение видов.— Соч.: т. 3. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 628.



сте с тем снижает стойкость в борьбе за жизнь. Поэтому не должны вызывать удивления зарегистрированные палеонтологами факты массового вымирания крупных таксонов после периода бурного расцвета. Появление новых хищников и конкурентов, равно как и изменение абиотических условий биосферы, — вполне достаточные основания для вымирания мало приспособленных к таким изменениям видов.

Некоторые исследователи пытались объяснить вымирание отдельных видов или более крупных систематических групп их старением (Дж. Брокки). Виды, как и особи, якобы переживают период молодости, зрелости, старости, заканчивающейся смертью. Эта примитивная по форме и идеалистическая по своей сущности теория могла возникнуть в результате трактовки эволюции отдельных видов как развития, совершенно независимого от биосферы с ее биотическими и абиотическими компонентами. Одностороннее представление об эволюции привело к односторонней теории.

Анализ эволюции биосферы показывает, что вымирание видов и более крупных таксонов — неизбежное следствие развития жизни. Характерная черта этого развития — чередование периодов относительно спокойного хода процесса с периодами бурного формообразования, своеобразными революциями в биосфере. Преобразование бескислородной атмосферы в кислородную в итоге фотосинтеза вызвало одну из первых революций. Ее результат — вымирание массы анаэробных организмов и начало развития аэробов. Следующая революция — возникновение многоклеточных. Они вышли из конкуренции с одноклеточными и стали развиваться в значительной мере независимо от них. Можно предполагать новый взрыв формообразования.

В начале кембрия стали в массе встречаться животные, строящие раковины. Сначала раковины были фосфатными; затем у моллюсков и плеченогих появились более прочные известковые. В качестве причины появления в это время раковин у неродственных групп животных М. Руттен (1973) называет вызванное жизнедеятельностью изменение газового состава атмосферы.

Выход на сушу ознаменовал следующий переломный момент в развитии живого. Он опять-таки, по-видимому, связан с предшествующей жизнедеятельностью зеленых



растений, в результате которой увеличилось содержание в атмосфере кислорода и возник озоновый экран.

Грандиозная революция произошла в середине мелового периода 95—105 млн. лет назад. Быстро развились покрытосеменные, произошла перестройка фаун насекомых, рептилий, млекопитающих.

Каждая революция, сменяемая затем относительно спокойным процессом адаптивной радиации и прогрессирующей специализации, таила в себе зародыш будущих революционных преобразований. Ведь при этом изменялись структура биосферы, распределение биогенных элементов, короче говоря, среда жизни видов. Изменение среды жизни открывало возможность прогрессивного развития видов, до того бывших «на задворках» эволюционного процесса. Так, в начале кайнозоя стали усиленно развиваться млекопитающие и птицы. «Неожиданно» оказавшись вне конкуренции, они дали широкую радиацию форм, не меньшую, чем радиация форм мезозойских пресмыкающихся. Естественный отбор обеспечил этой радиации адаптивный характер.

Чередование периодов относительно спокойного развития видов с периодами революционных преобразований свидетельствует о весьма интересной закономерности эволюции. Эволюирующее живое все время как бы стремится вырваться из тисков конкуренции и естественного отбора. Завоевание новых областей, проникновение в новые экологические условия, иначе говоря, адаптивная радиация — все это выражение тенденции эволюирующего живого развиваться вне конкуренции. Это тенденция приводит, однако, в конечном итоге к тому, что одни формы конкуренции сменяются другими, более сложными; временное ослабление естественного отбора уступает место его усилению. Лишь в ветви, ведущей к человеку, тенденция развиваться вне конкуренции и без контролирующей роли естественного отбора нашла свое достаточное полное выражение. В. И. Кремянский (1941) в своей интереснейшей статье о самоустраняющейся деятельности естественного отбора детально рассмотрел ход этого важного процесса.

Порожденная естественным отбором, тенденция вида развиваться вне конкурентных отношений позволяет вступить на путь разрыва связей с другими видами — связей, которые ранее обуславливали особенности их раз-



вития в определенном направлении. А. С. Серебровский (1973) разбирает пример перехода к бесполому размножению многих цветковых растений. Цветковые растения развивались в тесном взаимодействии с насекомыми-опылителями. Перекрестное опыление гарантирует высокую выживаемость потомства и большую наследственную пластичность на базе комбинативной наследственной изменчивости. Однако одновременно с этими явными преимуществами оно не лишено и крупных недостатков. Перекрестно опыляющиеся растения оказываются в полной зависимости от опыляющих их насекомых. Снижение численности насекомых-опылителей, вызываемое самыми различными факторами как биотическими, так и абиотическими, например погодными условиями, снижает продуктивность перекрестно опыляемых растений. Так, клевер часто остается бесплодным из-за отсутствия шмелей. Получают преимущество растения, способные размножаться без перекрестного опыления. Такова, например, фиалка *Viola mirabilis*, обладающая способностью образовывать наряду с обычными цветками, опыляемыми насекомыми, нераскрывающиеся цветки, в которых семена развиваются путем самоопыления — клейстогамии. Клейстогамия позволила этой фиалке проникнуть в лес, в места, мало посещаемые насекомыми, и начать цвести ранней весной, когда насекомых еще мало. Родственный вид — фиалка трехцветная (*V. tricolor*) — цветет на открытых местах в сезон, богатый насекомыми. У других цветковых растений развиваются разнообразные способы бесполого размножения: апогамия (развитие клеток зародышевого мешка без оплодотворения), размножение корневищами, луковицами, клубнями, усами и т. д.

Особый интерес представляет апомиксис, т. е. бесполое семенное размножение. По данным известного советского генетика С. С. Хохлова, апомиксис у покрытосеменных растений установлен у видов более 300 родов, принадлежащих к 80 семействам. Он наиболее распространен среди видов прогрессивных групп, таких как злаки (56 родов), сложноцветные (28 родов). Апомикты имеют широкое распространение, причем некоторых из них, например мятлик луговой (*Poa pratensis*), мелколепестник канадский (*Erigeron canadensis*), одуванчик, за последние 200—300 лет значительно расширили ареалы, переселившись на другие континенты. Такие виды, как мятлик лу-



говой, встречаются во всех климатических зонах от Арктики до Антарктиды. Численность особей апомиктических видов весьма высока. Достаточно назвать представителей родов мятлика, щавеля, ястребинки, одуванчика, лапчатки, манжетки, лютика.

Изучение изменчивости апомиктических видов позволило обнаружить колоссальный внутривидовой полиморфизм. «Самые крупные по числу видов и самые полиморфные роды покрытосеменных растений являются апомиктическими», — пишет С. С. Хохлов<sup>11</sup>.

Некоторые исследователи трактуют переход к апомиксису как явление регрессивное, ведущее в эволюционный тупик. Фактические данные противоречат такой точке зрения. С. С. Хохлов и А. С. Серебровский рассматривают апомиксис как явление прогрессивное. Разрыв связи с насекомыми-опылителями привел к тому, что плодоношение у апомиктов перестало зависеть от погодных условий во время цветения, часто неблагоприятных для переноса пыльцы. Семенная продуктивность апомиктов более высока по сравнению с близкими видами, размножающимися путем перекрестного опыления с помощью насекомых.

Перекрестное опыление дает видам два преимущества по сравнению с самоопылителями и вегетативно размножающимися видами. Во-первых, у перекрестников увеличивается размах изменчивости, так как наследственные изменения, возникающие у одного полового партнера, комбинируются с таковыми у другого. Во-вторых, потомство от перекрестного оплодотворения, как правило, более жизнеспособно, чем потомство самоопылителей. Этому фактору Дарвин придавал особенно большое значение.

Однако оба преимущества могут достигаться и иными путями. У апомиктов эти иные пути, кажется, уже и обнаруживаются. В противоположность перекрестникам у них после радиационных и химических воздействий сразу же в первом поколении выявляется широкий спектр мутаций. По мнению С. С. Хохлова, это связано со своеобразием строения ядра — отсутствием парных хромосом. Если у организмов с нормальным диплоидным хромосомным комплексом проявлению мутации гена, возникшей в одной из хромосом, в какой-то мере препятствует неиз-

<sup>11</sup> Хохлов С. С. Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970, с. 9.



менный ген в гомологичной хромосоме, то у апомиктов это препятствие отсутствует. Кроме того, у апомиктов число хромосом менее стабильно, чем у близких нормально опыляющихся видов, что, конечно, также благоприятствует изменчивости.

Второе преимущество перекрестников — большая жизнеспособность семян от перекрестного оплодотворения, видимо, также может быть достигнута иными средствами. По С. С. Хохлову, наблюдается «значительное в сравнении с сексуальными формами повышение у апомиктов энергетического уровня семяпочек, связанное с рядом структурно-физиологических усовершенствований, что резко интенсифицирует обменные процессы в семяпочке и в развивающихся семенах»<sup>12</sup>.

Широчайшее распространение апомиксиса, его независимое возникновение в различных таксонах и в разных формах показывают, что это новшество обусловлено не какими-то частными процессами внутривидового масштаба. Переход к апомиксису знаменует новый этап в эволюции биосферы, характеризующийся большей автономизацией в развитии видов цветковых растений.

Возникнув как продукт взаимодействия с насекомыми, цветковые растения достигли высокого совершенства. В ряде случаев взаимозависимость растения и опыляющего его насекомого превратилась в абсолютную взаимозависимость, что существенно ограничило пути дальнейшего развития. Разрыв этой связи, ставший возможным после достижения растениями определенного уровня развития в условиях хорошо отрегулированной биосферы, открывает перед ними новые направления эволюции.

Образно выражаясь, за длительный период совместной эволюции с насекомыми-опылителями цветковые растения многому у них «научились» и теперь уже могут обходиться без своих учителей.

Однако за возможность продолжать независимую эволюцию цветковым растениям придется расплачиваться. Ведь их яркие венчики стали бесполезными. Если с помощью естественного отбора ярким краскам не будет найдено новое применение, они раньше или позже исчезнут. У некоторых видов растений это исчезновение уже началось. В. Л. Комаров приводит в качестве приме-

<sup>12</sup> Там же.

ра виды  
кие зеле  
Сохра  
человек.  
определя  
Эволю  
ва связи  
и в эволю  
ром доля  
ря, наме  
растений  
в себе за  
биотичес  
Как у  
образова  
круговор  
ся прогр  
ся в не  
нет из би  
А. Н.  
примера.  
ем вновь  
отношени  
люция ж  
хищник  
нужно эв  
тие покр  
добности,  
и т. п. В  
жертвы с  
тивности,  
би пресле  
ной защи  
перестает  
емого вид  
ловкие, н  
изойдет н  
но пересе  
вать в  
Земли»<sup>13</sup>.

<sup>13</sup> Северцов  
с. 140.



ра виды рода манжеток (*Alchemilla*), имеющих маленькие зеленые недоразвитые цветы.

Сохранению ярких красок может теперь содействовать человек. В таком случае их «польза для растений» будет определяться эстетическими вкусами людей.

Эволюция цветковых растений в направлении разрыва связи с насекомыми, естественно, вызовет изменение и в эволюции насекомых. Питающиеся пыльцой и нектаром должны будут изменить пищевой объект. Иначе говоря, намечаемое новое направление в эволюции цветковых растений, вызванное какими-то сдвигами в биосфере, таит в себе зародыш новых революционных преобразований в биотическом круговороте Земли.

Как уже говорилось, направление эволюционных преобразований вида определяется его местом в биотическом круговороте. От этого зависит, станет ли вид развиваться прогрессивно, или будет длительное время сохраняться в неизменном состоянии, или, наконец, вовсе исчезнет из биосферы.

А. Н. Северцов рассматривает два очень интересных примера. Первый пример — эволюция вида под влиянием вновь появившегося хищника. В зависимости от соотношений сил и возможностей хищника и жертвы эволюция жертвы пойдет в различных направлениях. Если хищник подавляюще активен, жертве, чтобы сохраниться, нужно эволюировать по пути пассивной защиты: развитие покровительственной окраски, дурного запаха, несъедобности, уход под землю, образование покрова из игл и т. п. В другом случае, когда между силами хищника и жертвы существует лишь незначительная разница в активности, так что наиболее чуткие, зоркие и быстрые особи преследуемого вида могут спастись от хищника активной защитой, переход к пассивным приспособлениям уже перестает быть единственно возможным. «Среди преследуемого вида будут выживать наиболее сильные, наиболее ловкие, наиболее быстро бегающие особи, и от них произойдет новая раса потомков, которым уже не будет нужно переселяться под землю, но которые будут эволюировать в прогрессивном направлении на поверхности Земли»<sup>13</sup>.

<sup>13</sup> Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса, с. 140.



В качестве другого примера А. Н. Северцов рассматривает филогенетическое преобразование глаз в зависимости от изменения интенсивности освещения. При значительном ослаблении света глаза развиваются прогрессивно: увеличиваются их размеры, повышается чувствительность ретины, расширяется зрачок. Так эволюировали глаза ночных птиц (сов, филинов, сычей), ночных млекопитающих, многих глубоководных рыб. При переходе в полную темноту глаза уменьшаются в размерах или даже вовсе исчезают (кроты, слепыши из млекопитающих, пещерные животные и глубоководные рыбы, живущие в полной темноте). Таким образом, «переход в среду со слабым, даже значительно более слабым освещением ведет к прогрессивному развитию глаз; переход в совершенно темную среду ведет к атрофии глаз»<sup>14</sup>.

Следовательно, направление эволюции вида определяется не просто местом в биосфере, но степенью и скоростью изменения особенностей этого места. При медленных и не слишком сильных изменениях возможны прогрессивные преобразования вида. При быстрых и радикальных сохраняются лишь виды, способные к сужению связей со средой, т. е. переходящие на путь пассивной обороны. При изменениях, превышающих возможности изменчивости, вид вымирает. Иначе говоря, «...направление изменений зависит от соотношения между интенсивностью и скоростью изменения среды и организацией и функциями изменяющегося животного»<sup>15</sup>.

Таким образом, для успеха формообразования должны соблюдаться следующие условия:

1. Сравнительно медленные изменения абиотической среды.
2. Благоприятные условия питания, обеспечивающие достаточно высокую численность особей вида.
3. Наследственная изменчивость, позволяющая не отставать от преобразования биосферы.
4. Отсутствие потребителей подавляющей мощности.
5. Наличие потребителей, уничтожающих мало жизнеспособных.
6. Разнообразие связей с организмами других видов,

<sup>14</sup> Там же, с. 146.

<sup>15</sup> Там же, с. 144.



позволяющее приспосабливаться к изменяющимся условиям, вытесняя из них менее приспособленных.

7. Способность по достижении определенного уровня развития изменять связи с окружением.

8. Наличие в среде неосвоенного потенциала вещества, энергии и информации.

Поражающее разнообразие форм организмов создает впечатление безграничных формообразовательных возможностей живых существ. Подобное впечатление ошибочно.

Во-первых, как уже говорилось, биохимический субстрат жизни обнаруживает удивительный консерватизм. У всех эукариот клетки в принципе построены одинаково; более того, некоторые элементарные структуры, такие как жгутики и реснички, имеют практически одинаковое строение у одноклеточных жгутиконосцев и в дыхательном эпителии млекопитающих.

Во-вторых, повторно и независимо в различных ветвях животного мира наблюдается появление ряда биохимических признаков, например мочевой кислоты, гемоглобина, зрительного пигмента. Последний пример особенно интересен. Глаза членистоногих, моллюсков и позвоночных развились совершенно независимо. Анатомически и эмбриологически они существенно различны. Однако зрительный пигмент у них идентичен, представляя собой комбинацию специфического белка, опсина, с производным витамина А (ретином). Известный американский биохимик Дж. Уолд по этому поводу пишет: «Организмы, отдаленные по своим биологическим свойствам, будучи поставлены перед специфической, физиологической проблемой могут повторно развивать идентичные молекулярные структуры»<sup>16</sup>, и далее «...организмы, под непрерывным давлением естественного отбора, не имеют иного выбора, кроме переоткрытия вновь и вновь, как и в нашем примере, той же самой молекулярной структуры»<sup>17</sup>.

В-третьих, независимо и повторно могут развиваться и достаточно сложные органы и структуры. Академик

<sup>16</sup> Уолд Дж. Филогения и онтогенез на молекулярном уровне.— Труды V Международного биохим. конгресса. Симпозиум III. Эволюционная биохимия. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 26.

<sup>17</sup> Там же, с. 27.



М. С. Гиляров приводит ряд интересных примеров<sup>18</sup>. Так, липидосодержащая эпикутикула, защищающая тело от испарения, развилась независимо у представителей различных групп членистоногих (скорпионы, сальпуги, пауки, сколопендры, насекомые); трахейная система дыхания, представляющая собой пример оптимального решения снабжения внутренних тканей кислородом при наименьшей затрате воды, развилась независимо у разных групп паукообразных, многоножек, насекомых, наземных многощетинковых червей. При этом сходство простирается до деталей электронно-микроскопического строения.

Наконец, в-четвертых, основные направления, по которым идет приспособление организмов к среде, также не безграничны. Активное передвижение требует дифференциации переднего и заднего конца, двусторонней симметрии. На переднем конце концентрируются органы ориентировки и захвата пищи, что обуславливает формирование головного отдела, в принципе сходно построенного у представителей самых различных групп животных. Иначе говоря, «адаптация к условиям среды в пределах даже крупных таксонов способна идти ограниченным числом путей»<sup>19</sup>.

### Жизнь и второе начало термодинамики

В соответствии со вторым началом термодинамики в изолированных системах наблюдается тенденция к обесцениванию энергии, выражающаяся в росте энтропии. В организмах не происходит явного возрастания энтропии, наоборот, она скорее уменьшается. На эту особенность живых существ указывали физики и биологи, начиная с конца прошлого века. Многим казалось, что жизнедеятельность организмов явно противоречит принципу возрастания энтропии. В настоящее время стало очевидным, что в действительности никакого противоречия нет. Организмы — не изолированные системы. По мнению А. И. Опарина, «характерным для организмов является их непрерывное взаимодействие с окружающей внешней средой, в силу чего их нужно рассматривать как

<sup>18</sup> Гиляров М. С. Обратные связи и направление эволюционного процесса. — Вестник АН СССР, 1976, № 8, с. 68—77.

<sup>19</sup> Там же, с. 70.



поточные или открытые системы. Свойственное им стационарное (а не статическое) состояние поддерживается постоянным не потому, что они приблизились к «максимальной энтропии» или что их свободная энергия находится в минимуме (как это происходит при термодинамическом равновесии), а вследствие того, что открытые системы непрерывно получают свободную энергию из внешней среды в количестве, компенсирующем ее уменьшение в системе»<sup>20</sup>.

Известный английский биолог-статистик, один из авторов генетической теории естественного отбора Р. Фишер в 1930 г. вывел основную теорему естественного отбора. Он обращает внимание на примечательное сходство этой теоремы с выражением второго начала термодинамики. Отличие заключается лишь в том, что на месте энтропии в теореме Фишера стоит степень соответствия условиям, степень приспособленности к условиям.

Согласно теореме Фишера, в ходе эволюции у живых организмов возрастает способность использовать жизненные ресурсы, что неизбежно выражается в росте организованности органического мира. С точки зрения И. И. Шмальгаузена, это происходит следующим образом: «Более активные особи, лучше использующие ресурсы внешней среды для роста, жизни и размножения, вытесняют в процессе смены поколений менее активных особей. Более устойчивые особи, т. е. лучше противостоящие различным вредным влияниям, также вытесняют путем преимущественного размножения менее устойчивых особей. В обоих случаях более упорядоченные формы организации с более низким уровнем энтропии вытесняют менее упорядоченные формы организации с более высоким уровнем энтропии»<sup>21</sup>. Одним словом, в процессе естественного отбора повышается информационное содержание органического мира, степень его организованности. Приспособленность представляет собой биологическую форму организации. Теорема Фишера говорит о росте организованности живой системы в итоге деятельности естественного отбора.

<sup>20</sup> Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 17.

<sup>21</sup> Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968, с. 139.



В соответствии со вторым началом термодинамики самопроизвольно происходят лишь процессы, ведущие к обесцениванию энергии, к потере структурности, к дезорганизации. В органическом мире также наблюдаются процессы дезорганизации и распада.

В результате размножения у подавляющего большинства организмов от пары родителей появляется огромное количество зародышей, исчисляемое у некоторых рыб и моллюсков миллионами. Из этого количества жизней в условиях стационарности сохраняются лишь две. Остальные гибнут, становясь жертвой многочисленных врагов и микроорганизмов. Таким образом, сохранение вида достигается ценой гибели подавляющей массы его представителей. Коэффициент выживания составляет доли процента. Это явное выражение энтропии.

Для противодействия энтропии хищник вынужден истреблять травоядных животных. На прирост 1 кг биомассы хищника требуется съесть примерно 10 кг травоядных. Следовательно, хищник как «самоорганизующаяся система» живет за счет дезорганизации травоядных, вызывая эту дезорганизацию в масштабе, оставляющем далеко позади масштаб собственной самоорганизации. Математики и физики, интересующиеся термодинамическими или только информационными аспектами проблемы, на этом, как правило, ставят точку.

Биолога интересуют последствия «дезорганизующей деятельности хищника». Оказывается, хищник — не только «дезорганизатор», но и фактор отбора, т. е. фактор, ответственный за прогресс.

Действительно, эволюция травоядных, явно ведущая к морфофизиологическому прогрессу, происходит в итоге «дезорганизующей» деятельности хищника. Таким образом, дезорганизация живых организмов одновременно оказывается организующим фактором.

Поскольку каждый вид организмов представляет собой лишь отдельное звено в эволюционном процессе, ни один из них не может быть ни абсолютным «организатором», ни абсолютным «дезорганизатором». Все они выступают и как дезорганизаторы, и как агенты отбора, т. е. как факторы совершенствования механизмов жизни.

В процессе эволюции жизни изменяется неорганическая среда, однако это изменение никак нельзя назвать дезорганизацией. Скорее можно говорить о преобразую-



щей и реорганизующей роли жизни по отношению к окружающей неорганической природе.

Поскольку в эволюции жизни решающую роль играет накопление информации, а не энергетическая или вещественная сторона, постольку и жизнь не должна быть дезорганизующим фактором. Она и на самом деле не является таковым, особенно если учесть, что поставщиком энергии служит солнечное излучение — практически неиссякаемый источник.

В органическом мире постоянно обнаруживается организующая роль дезорганизации. Н. К. Кольцов, рассматривая проблему прогресса в эволюции, обращает внимание на распространение регрессивных явлений. Однако «огромное значение регрессивных процессов в эволюции животного царства не должно удивлять нас, — пишет он, — так как это явление вытекает из применения второго закона термодинамики, т. е. общей направленности исторического процесса к переходу из сложного в простое»<sup>22</sup>. Несмотря на тенденцию к регрессу и упрощению, сложность и дифференциация организмов в филогенезе в результате отбора непрерывно возрастает. «Это есть следствие статистических закономерностей, накопления с течением времени редчайших, маловероятных комбинаций, сочетающих сложную дифференцировку генотипа с его стойкостью и с достаточной приспособленностью фенотипа к внешним условиям»<sup>23</sup>.

Регресс и дегенерация как явления макроэволюции, свойственные отдельным видам, действительно не могут трактоваться иначе, как выражение «общей направленности исторического процесса к переходу из сложного в простое». Однако при рассмотрении в плане эволюции биосферы они приобретают иное значение. Увеличивая гетерогенность живого, его неравномерность, регресс и дегенерация выступают как факторы усложнения всей живой макросистемы. Увеличивая разнообразие биотической среды, они создают предпосылки к морфофизиологическому прогрессу других видов.

Многие часто возникающие мутантные изменения отдельных генов резко снижают жизнеспособность организма. Такие мутации нередко представляют собой явные на-

<sup>22</sup> Кольцов Н. К. Проблема прогрессивной эволюции. — Биол. ж., 1933, т. 2, вып. 4—5.

<sup>23</sup> Там же.



рушения генной структуры, они могут рассматриваться как деструктивные, снижающие приспособленность организма к среде. Как впервые показал Фишер, естественный отбор стремится уменьшить деструктивный эффект подобных мутаций путем повышения их рецессивности, т. е. ослабления проявления в гетерозиготе. Это достигается путем образования различных компенсационных механизмов, повышающих устойчивость нормы. Согласно И. И. Шмальгаузену повышение устойчивости нормы связано с формированием коррелятивных связей в развитии органов, с увеличением стабильности процесса развития. И в этом случае деструкция генов — явное выражение тенденции к распаду, упрощению — ведет к формированию особенностей, которые представляются, несомненно, прогрессивными.

Строение многоклеточных организмов, а также, по-видимому, смерть индивидов и вымирание отдельных видов многими исследователями также рассматриваются как выражение роста энтропии.

Таким образом, и в органическом мире в отдельных процессах и явлениях наблюдается явная тенденция к упрощению, дегенерации, распаду. Однако эти явления нередко выступают как средство повышения организованности. В общем потоке жизни они таковыми являются, по-видимому, всегда. Вспомним, что говорил о природе Гёте: «Жизнь — ее лучшее изобретение; смерть для нее средство для большей жизни»<sup>24</sup>.

В процессе эволюции у организмов возникали многочисленные приспособления против деструктивного влияния внешних воздействий. В общей форме эти приспособления можно охарактеризовать как способность к саморегуляции.

По И. И. Павлову, организм — в высшей степени саморегулирующаяся система, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, направляющая и даже совершенствующая. И. И. Шмальгаузен считает, что организм можно рассматривать как сложную систему, способную к авторегуляции.

Способность к саморегуляции функций особенно отчетливо проявляется у высших организмов. П. К. Анохин в 1935 г., экспериментируя с собаками, соединял нервы, идущие

<sup>24</sup> Гете И. В. Природа. Избр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 362.



щие от органов дыхания, с осязательным центром мозга, а осязательные нервы — с центром дыхания. Такие животные в ответ на раздражение ноги кашляли; при дыхании у них в такт с грудной клеткой двигалась лапа. Через некоторое время, однако, нервные центры «переучивались» и начинали выполнять функции, требуемые для нормальной жизни.

Человек при помощи особых очков может увидеть окружающий мир перевернутым. Первые мгновения испытуемый совершенно теряется, однако через четыре дня все нормализуется и он уже не терпит никаких неудобств. Если снять очки, мир снова становится перевернутым. Но оказывается, что одного зрения для подобного «переучивания» мозговых центров недостаточно. Испытуемый должен ходить, двигать руками. Если он ездит в кресле на колесиках, «переучивания не происходит».

Разнообразие форм поведения, а следовательно, и способность к саморегуляции зависят от богатства внутренних связей: «... чем меньше связей в системе, тем меньше у нее возможных форм поведения»<sup>25</sup>. «Самым существенным фактором в организации целостной системы, к какой бы категории эта система не относилась (машины, организмы, общество), — пишет П. К. Анохин, — является циркуляция в ней информации. Только благодаря непрерывному обмену информацией между отдельными частями системы может осуществляться их организованное взаимодействие, заканчивающееся полезным эффектом»<sup>26</sup>.

Способность к саморегуляции обеспечивает адаптивный ответ и на такие внешние воздействия, которые, по-видимому, никогда не встречались в жизни не только особи, но и вида. Диким медведям никогда, конечно, не приходилось кататься на велосипеде. Однако их можно этому научить. Дыхательный центр мозга не участвовал непосредственно в возбуждении дыхательной активности лапы, однако, будучи связан с нервами, идущими от лапы, он быстро «переучивается» и начинает регулировать функции движения. Крыса, лишенная всех конечностей, в природе вряд ли могла бы выжить, но в опытах Э. А. Асратяна она не только выжила, но научилась двигаться, катаясь и переворачиваясь.

<sup>25</sup> Эшби У. Р. Конструкция мозга. М.: ИЛ, 1962, с. 319.

<sup>26</sup> Анохин П. К. Физиология и кибернетика. — В кн.: Философские вопросы кибернетики. М.: Соцэкономиздат, 1961, с. 280.



Как показывают классические опыты И. П. Павлова с собаками, лишенными органов чувств, исследования П. К. Анохина, работы Э. А. Асратяна, Э. Ш. Айрапетьянца, саморегуляция осуществляется лишь в тех случаях, когда в организм поступает информация из внешней среды. По-видимому, саморегуляция — в своей основе приспособительная реакция — невозможна без поступления внешней информации. Так как способность к саморегуляции — свойство, несомненно, противодействующее возрастанию энтропии, поступление и переработка внешней информации — способ борьбы с ростом энтропии.

Машина — произведение человеческого ума и рук — во время работы «питается» чистой энергией. Постепенно она изнашивается. Чтобы вернуть машине прежнюю работоспособность, требуется заменить износившиеся части на новые, иначе говоря, дать ей новую упорядоченность взамен утраченной. Организм в отличие от машины поглощает информацию, усваивая вещество и энергию. Поглощение информации — важное условие жизнедеятельности. С потерей способности поглощать информацию теряется способность к саморегуляции со всеми вытекающими из этого последствиями.

Можно сделать и обратный вывод: если способность к поглощению информации представляет собой средство повышения саморегуляции, организмы, поглощающие большую информацию, должны обладать определенными преимуществами. Значит, естественный отбор будет способствовать накоплению информации, т. е. усложнению организации, что фактически и имеет место.

Проблем  
привлека  
эволюции  
ки зрени  
Будуч  
биосферы  
тальным  
и в перв  
Во Вселе  
звезд, пла  
теза хими  
живых су  
ществуют  
шие одно  
Ретрос  
вития, ска  
ходе начи  
жались вс  
ся как все

\* Из постанов  
шему улу  
ванию пр



Наш долг — сохранить и умножить для поколений, которые будут жить в коммунистическом обществе, все богатства и красоту природы \*.

### Направление эволюции биосферы

Проблема направленности эволюционного процесса давно привлекала внимание исследователей. Представление об эволюции биосферы позволяет подойти к ней с новой точки зрения.

Будучи одним из аспектов развития материи, эволюция биосферы не может не подчиняться некоторым фундаментальным закономерностям, свойственным всей материи и в первую очередь закону неравномерности развития. Во Вселенной это проявляется в многообразии галактик, звезд, планетных систем, планет, в закономерностях синтеза химических элементов, в биосфере — в многообразии живых существ; наряду с высшими формами жизни существуют, как необходимый элемент биосферы, простейшие одноклеточные организмы.

Ретроспективно можно выделить отдельные линии развития, скажем, линию от амебы до слона. При таком подходе начинает казаться, что в исходной амебе уже содержались все признаки слона, а вся эволюция представляется как все большее выражение слоновости. То же самое,

\* Из постановления Верховного Совета СССР «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов».



однако, можно сказать про филогенезы кита, мыши, ныне живущей амёбы, которая также произошла от исходного амёбообразного простейшего. Иначе говоря, направленность развития нельзя сводить к направлению развития отдельных филогенезов. Она обнаруживается в веере форм различного уровня сложности. Повышение неравномерности развития живого — таково основное направление эволюции биосферы.

Эволюция материи характеризуется возникновением все новых ступеней организации. То же имеет место и в биосфере. Многообразие форм жизни, относительная устойчивость биосферы как среды жизни отдельных видов создают предпосылки для морфофизиологического прогресса. Важный элемент последнего — совершенствование реакций поведения, связанных с прогрессивным развитием нервной системы. В. И. Вернадский придавал этому показателю большое значение, назвав его по имени автора, обратившего на него особое внимание, принципом цефализации<sup>1</sup> Д. Дана (1851). На повышение роли нервной системы по мере перехода от относительно простых организмов к более сложным несколько раньше указывали Ж. Кювье (1812), К. М. Бэр (1819). В нашем столетии в этом же направлении высказывались А. Бергсон (1914), Е. И. Лукин (1964) и П. Тейяр де Шарден (1965). Последний автор рассматривал цефализацию как доказательство божественной сущности жизни.

Последовательно материалистически к проблеме цефализации подошел М. С. Гиляров (1976). Так как возможности приспособления организмов к условиям жизни не безграничны, даже крупные таксоны, давно разошедшиеся в ходе эволюции, приспособляются к среде в принципе сходным образом. Необходимость концентрации нервной системы на переднем конце тела обусловлена активным образом жизни. Поэтому у форм, хотя и принадлежащих к различным таксонам, но ведущих сходный активный образ жизни (насекомые, головоногие моллюски, позвоночные животные), будет прогрессивно совершенствоваться нервная система, что неизбежно сопровождается цефализацией. Таким образом, в основе цефализации лежит не некая внутренняя тенденция развития, тем

<sup>1</sup> Цефализация — концентрация нервной системы в переднем отделе тела, приводящая к образованию головы (цефалю) с головным мозгом.



более не способ выражения божественной сущности живого, а вполне материальные факторы — взаимные отношения организмов в биосфере.

Эти же материальные факторы обуславливают другой важный аспект направления эволюции биосферы — повышение ее стабильности. В самом деле, сохранялись лишь те виды организмов и их комплексы, которые в ходе борьбы за существование смогли оставлять потомство вопреки внутренним перестройкам биосферы и изменчивости космических и геологических факторов.

Многообразие форм жизни, тесная зависимость видов организмов друг от друга и от абиотических факторов обусловили превращение биосферы в саморегулирующуюся систему, все в большей степени определяющую направление эволюционных преобразований отдельных видов. И, вместе с тем, по-видимому, все в большей мере ограничивающую их эволюционные возможности.

К саморегуляции способна не только биосфера, но и ее живые компоненты, биоценозы, виды, особи. В последнем случае она обнаруживается в целесообразном реагировании на внешние факторы.

Способность к целесообразным реакциям, таким образом, не некое изначальное свойство живого, а неизбежный продукт деятельности вполне материальных факторов — в первую очередь борьбы за существование и естественного отбора.

### Прогноз естественной эволюции биосферы

Эволюция биосферы происходит в результате взаимодействия внутрибиосферных процессов во внешней среде, включающих космические и геологические факторы.

В течение последних трех миллиардов лет солнечная система сделала не один оборот вокруг центра Галактики, проходя через различные ее области. Жизнь, между тем, продолжала развиваться. Значит, ни один из сезонов галактического года не препятствует ее развитию. Нет оснований и в будущем ожидать каких-либо серьезных осложнений в функционировании биосферы при смене галактических сезонов.

Интенсивность солнечного излучения по данным современной астрономии, по-видимому, сохранится на уровне, близком к современному, не один миллиард лет. Много-



летние флуктуации солнечной активности также, очевидно, не достигают критических величин.

Приливное трение будет замедлять скорость вращения Земли вокруг оси, что приведет к увеличению продолжительности суток. Однако это процесс медленный и биосфера вполне сможет к нему приспособиться.

Продолжающийся дрейф материков изменит конфигурацию земной поверхности. Подобный процесс происходил и в прошлом; вряд ли в будущем он приведет к коренным нарушениям в биосфере, хотя, конечно, в какой-то мере отразится на внутрибиосферных процессах.

В связи со стабилизацией земной коры будет затухать вулканизм, что в соответствии с представлениями С. Аррениуса, высказанными еще в начале нашего века, должно сопровождаться прекращением жизни. На зависимость концентрации атмосферной углекислоты от интенсивности вулканической деятельности указывают в уже цитированных работах М. Руттен (1973), М. И. Будыко (1977). Те же авторы приводят данные, свидетельствующие о прогрессирующем снижении концентрации двуокиси углерода в атмосфере в результате фотосинтеза, начиная с мелового периода. Процесс особенно усилился в кайнозой (см. рис. 19). Уменьшение содержания углекислоты в атмосфере сопровождается понижением температуры поверхности Земли. Согласно гипотезе Л. Беркнера и Л. Маршалла (1966) и М. И. Будыко (1977), это было главной причиной наступления ледниковых периодов в прошлом.

Дальнейшее снижение концентрации  $\text{CO}_2$ , по расчетам М. И. Будыко, неизбежно приведет к наступлению новых ледниковых периодов, знаменующих «начало перехода от устойчивого безледного климатического режима к еще более устойчивому режиму полного оледенения планеты. Длительность этого переходного периода, которым могло бы закончиться существование биосферы, очень невелика по сравнению с общей деятельностью существования жизни на нашей планете»<sup>2</sup>.

Таков один из наиболее обоснованных перспективных прогнозов результата естественной эволюции биосферы. Он далеко не оптимистичен.

<sup>2</sup> Будыко М. И. Глобальная экология, М.: Мысль, 1977, с. 295.



Развитие биосферы на нашей планете обязано маловероятному сочетанию благоприятных факторов как в начале формирования жизни, так и в течение последующих 3—3,5 млрд. лет. Временами интенсивность отдельных факторов достигала критических значений. Большая сложность биосферы, способность к саморегуляции обеспечивала возможность выхода из кризисов путем внутренних перестроек. Однако, поскольку ее функционирование определяется деятельностью стихийных факторов (взаимные отношения организмов в борьбе за существование, взаимодействие биоты и абиотического компонента биосферы, влияние космических и геологических факторов), нет оснований рассчитывать, что биосфера и впредь будет развиваться только в направлении прогресса. Напротив, в ней, как и в любой частной саморазвивающейся системе, таится возможность самоуничтожения. Расчеты М. И. Будыко показывают, что такая возможность вполне реальна. Ведь жизнь на Земле, в конце концов, лишь небольшой эпизод в развитии материи, лишь один из пиков эволюционного ландшафта!

### Биосфера и человек

Качественно новый этап в развитии биосферы начался в конце третичного периода в связи с появлением человека. Сначала деятельность людей мало отличалась от деятельности иных живых существ. Беря у биосферы средства к существованию, люди отдавали ей то, что могли использовать другие организмы. Универсальная способность микроорганизмов производить разрушение органического вещества обеспечивала включение последствий хозяйственной деятельности в биотический круговорот. Но уже добывание огня выделило наших предков из ряда других животных. Значение этого открытия заключалось не только в том, что с помощью огня человек защитил свое жилье от хищников, расселился в районы с более холодным климатом и пережил периоды оледенения. Научившись добывать и поддерживать огонь, люди приобрели способность к полной деструкции органических остатков, т. е. научились делать то, что до них делали лишь микроорганизмы. Целенаправленное использование огня началось уже в первобытном хозяйстве, в так называемой переложно-подсечной системе земледелия. При этом огонь выпол-



нял две функции: расчистку участков от дикой растительности и минерализацию органических остатков. Умение с помощью огня минерализовать органические остатки, используя получаемое тепло для обогрева, позволило в дальнейшем, через много столетий, вовлечь в круговорот органические вещества, слабо используемые микроорганизмами (например, залежи горючих ископаемых), и развить промышленность и транспорт, а также нейтрализовать вредные отходы промышленного производства и быта. Впервые в истории жизни один вид организмов оказался способным не только что-то создавать, но и полностью разрушать созданное. Появились предпосылки к сознательному включению человеческой деятельности в биотический круговорот.

Развитие человеческого общества шло все ускоряющимися темпами. Ускорялись и темпы воздействия человека на биосферу. В настоящее время человечество переживает период научно-технической революции, сопровождающейся быстрой перестройкой природы в целом и ее живого покрова в особенности. Существенно сократилась площадь лесов, естественные сообщества организмов (биоценозы) уступают место искусственным, стираются с лица земли некогда процветавшие виды живых существ. Отходы промышленности, в частности радиоактивные осадки и канцерогенные углеводороды, загрязняют воду, воздух, почву. Перед человечеством вырисовывается угроза голода, самоотравления, разрушения биологической основы наследственности. «Нехватка чистой пресной воды, загрязнение воздуха, эрозия почв сегодня стали, к сожалению, реальным фактом»<sup>3</sup>.

Появилось большое количество специальных монографий, статей, сборников, в которых детально рассматриваются теневые стороны научно-технической революции, то, что получило название экологического кризиса<sup>4</sup>.

<sup>3</sup> Кириллин В. А. Доклад на IV Сессии Верховного Совета СССР восьмого созыва. — Известия, 1972, 20 сентября.

<sup>4</sup> Достаточно полную библиографию можно найти в кн.: Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975; Гудожник Г. С. Научно-техническая революция и экологический кризис. М.: Международные отношения, 1975; О международных аспектах проблемы говорится в кн.: Ананичев К. В. Проблемы окружающей среды, энергии и природных ресурсов. М.: Прогресс, 1975. О поисках путей преодоления надвигающегося эколо-



В предыдущей главе рассматривался один из вероятных вариантов прогноза будущего биосферы: исчерпание запасов  $\text{CO}_2$ , ведущее к охлаждению поверхности планеты и как следствие этого — к глобальному ее оледенению. Если этот прогноз и оправдается, то не ранее, чем через многие тысячелетия.

Наступление экологического кризиса в результате производственной деятельности, напротив, перспектива ближайших десятилетий. Поэтому он привлекает внимание не только ученых, но и широкой общественности. Естественно возникает вопрос, в какой мере экологический кризис неотвратим и что нужно делать, чтобы избежать тех роковых последствий, которые с такой очевидностью вырисовываются при беспристрастном анализе современных отношений человека и биосферы?

### Как преодолеть экологический кризис?

В. И. Вернадский писал: «В геологической истории биосферы перед человечеством открывается огромное будущее, если он поймет это и не будет употреблять свой разум и свой труд на самоистребление»<sup>5</sup>. Задача, следовательно, заключается в том, чтобы в какой-то степени предвидеть будущее и уже сейчас выработать стратегию борьбы за него.

Человеческая культура, по мнению Н. Винера, в основном развивалась под девизом «как делать». Наступило время ответить на другой вопрос: «что делать». «Под знанием «что делать» мы имеем в виду не только то, каким образом достичь наших целей, но и каковы должны быть наши цели»<sup>6</sup>. На этот главный вопрос все прогрессивные люди отвечают в основном одинаково. Мы заинтересованы в развитии и процветании человеческого общества, в росте материальных и культурных ценностей, доступных всем гражданам, объединенным высокими моральными принципами; свободным от всяких форм социального неравенства, принуждения и эксплуатации чело-

---

гического кризиса в кн.: Камшилов М. М. Ноогенез — эволюция, управляемая человеком. М.: Знание, 1977.

<sup>5</sup> Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965, с. 327.

<sup>6</sup> Винер Н. Кибернетика и общество. М.: ИЛ, 1958, с. 187.



века человеком. Коротко говоря, наша цель — неограниченное временем развитие общества.

Однако как при этом преодолеть экологический кризис?

Для предотвращения болезни нужно знать ее причины. Каковы причины надвигающегося экологического кризиса? Однозначного ответа на этот вопрос нет. Б. Коммонер в своей работе «Замыкающийся круг» (1974) приводит различные мнения. Они достаточно разнообразны: стремительный рост населения, перепроизводство продуктов роскоши, исконная агрессивность рода человеческого, дурное воспитание, погоня за прибылями, христианская религия, согласно которой природа создана для служения человеку, новая технология, бюрократическая организация общества, частное предпринимательство и т. д. Лишь некоторые передовые буржуазные ученые видят корень зла в социальных причинах, в капиталистическом способе производства. Между тем сейчас стало совершенно очевидным, что быстрое нарастание экологического кризиса представляет собой именно одно из проявлений общего кризиса капитализма; оно следствие самой сущности буржуазного строя, использующего насилие над природой в качестве способа извлечения прибыли. Экологический кризис — это та «мечь» природы за неразумное к ней отношение, о котором в свое время предупреждал Ф. Энгельс. Нельзя не согласиться с Г. С. Гудожником (1927), назвавшим капитализм эколого-кризисным обществом.

Следовательно, радикальный путь преодоления экологического кризиса — социальное переустройство общества на основах научного коммунизма. Подавляющее большинство буржуазных ученых, однако, не видят или не хотят видеть этого пути. Выход из кризиса, по мнению одних, заключается в резком сокращении или, по крайней мере, стабилизации численности населения Земли; по мнению других, в приостановке хода технического прогресса; третьи допускают полную замену основы существования человека — биосферы — своеобразной техносферой — совокупностью устройств, обеспечивающих людей пищей, водой, кислородом и другими необходимыми средствами существования.

Особенно активно дискутируется проблема роста численности населения. Обсуждается она и в монографии

Б. Коммонер  
и «против  
жить вин  
ны. К та  
ли. Не с  
рты, кото  
правильно  
ства к су  
сферы не  
концов ст  
прогресс  
ся стран  
билизации

Два д  
истории  
его вспят  
обусловле  
Да и нет  
людям лу  
ность и  
ны биос  
Г. Ф. Хи  
ки, заме  
более сло  
и преобр  
природой

Кажет  
ловеческо  
предпосыл  
ние им с  
природы.  
шей плот  
димся вн  
ление чел  
тивоестест  
человечес  
ческой су  
но-техниче  
мент общ

Хильми  
1966, с. 28  
Маркс К.



Б. Коммонера. Тщательный анализ всех аргументов «за» и «против» приводит автора к выводу, что попытки возложить вину за кризис среды на перенаселение несостоятельны. К такому же выводу приходят советские исследователи. Не следует забывать, что у людей имеются не только рты, которые нужно накормить, но и руки, способные при правильной организации общества сами производить средства к существованию. Ясно, однако, что ресурсы биосферы не безграничны и численность населения в конце концов стабилизируется на каком-то уровне. Социальный прогресс и повышение культуры населения развивающихся стран — вот главные факторы подобной будущей стабилизации.

Два других предложения далеки от реальности. Ход истории остановить нельзя, тем более нельзя повернуть его вспять. Научно-технический прогресс неотвратим, он обусловлен неумолимыми законами развития общества. Да и нет нужды от него отказываться, он обеспечивает людям лучшую жизнь. Нетрудно доказать необоснованность и противоположной точки зрения — полной замены биосферы техносферой. Прав советский биофизик Г. Ф. Хильми, утверждавший, что «технические установки, заменяющие биосферу, вероятно, окажутся системой более сложной и менее практичной, нежели биосфера, хотя и преобразованная человеком, но все же отработанная природой в процессе длительного развития»<sup>7</sup>.

Кажется более правильным не противопоставлять человеческое общество живой природе. При таком подходе предпосылкой к процветанию человечества будет осознание им себя не только субъектом, но и объектом живой природы. Мы не властвуем над природой, «...наоборот, нашей плотью, кровью и мозгом принадлежим ей и находимся внутри ее», — писал Ф. Энгельс<sup>8</sup>. Противопоставление человека природе он считал бессмысленным и противоестественным. До каких бы высот ни поднималась человеческая мысль, нам никуда не уйти от своей биологической сущности. А это значит, что неограниченный научно-технический прогресс возможен лишь как частный момент общего прогресса на Земле. Задача, следовательно,

<sup>7</sup> Хильми Г. Ф. Основы физики биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1966, с. 285.

<sup>8</sup> Маркс К., Энгельс Ф., Соч., т. 20, с. 496.



заключается не в противопоставлении человека природе, не в изоляции от природы, а в сознательном регулировании отношений между ними, точнее, в управлении круговороте веществ между человеческим обществом и природой. С развитием общества люди, писал К. Маркс, «...рационально регулируют этот свой обмен веществ с природой, ставят его под свой общий контроль, вместо того чтобы он господствовал над ними как слепая сила; совершают его с наименьшей затратой сил и при условиях, наиболее достойных их человеческой природы и адекватных ей»<sup>9</sup>.

Следовательно, для неограниченного временем существования и прогрессивного развития общества, что, естественно, невозможно без усиления использования природных ресурсов, необходимо соблюдать основной принцип развития, характерный для эволюции живого — включение человеческой деятельности в круговорот веществ биосферы.

Иначе говоря, нужно, чтобы не только биосфера вплеталась в ткань общественного производства, что уже происходит и будет происходить с еще большей интенсивностью, но чтобы и общественное производство одновременно включалось в биотический круговорот биосферы, не нарушая его, подчиняясь его законам.

Этого можно достичь путем подключения к биотическому круговороту все новых технологических звеньев. Вырисовывается и идеал, к которому следует стремиться: безотходное производство и полное включение в биотический круговорот Земли всех отходов общества, обезвреженных в технических устройствах.

То же самое следует сказать в отношении стремительного роста численности населения. Выйдя из-под контроля естественных биосферных факторов, человечество должно само активно заняться своей демографической политикой. Такой процесс уже и происходит в ряде развивающихся стран.

Решающим для успеха активной демографической политики является укрепление социально-экономического базиса развивающихся стран, способствующее повышению культурного уровня населения и занятости женщин в производстве.

<sup>9</sup> Маркс К., Энгельс Ф. Соч., т. 25, ч. II, с. 387.



Из вышеизложенного следует, что широко дискутируемые, особенно в печати Запада, отрицательные следствия научно-технического прогресса не принадлежат к числу неизбежных. Они — результат причин социальных, недостатка средств, относительного несовершенства технологии производства, неразработанности проблемы взаимных отношений человека и биосферы.

Улучшение международного климата, благоприятствующее снижению расходов на вооружение, открывает возможность практически решать проблему нейтрализации отрицательных сторон человеческой деятельности. Это все в большей степени начинают понимать руководители различных стран. Поэтому проблема охраны биосферы, будучи глобальной, становится предметом международного сотрудничества государств с различным социальным строем. Ей, в частности, было уделено должное внимание и на Общеввропейском совещании по безопасности и сотрудничеству в Хельсинки.

#### От биогенеза к ноогенезу

Эволюция органического мира прошла несколько этапов. Последний этап — возникновение человеческого общества. Разумная по своим намерениям деятельность людей в масштабе биосферы далеко не всегда оказывается таковой, а часто разрушительной, ограничивающей возможности дальнейшего развития. Однако разумное плановое начало, особенно в нашей стране, уже пробивается сквозь стихийное, идет постоянное превращение биосферы в сферу разума — ноосферу.

Понятие «ноосфера» было первоначально введено в науку французским философом Э. ле Руа (1972). Ноосферой ле Руа назвал оболочку Земли, включающую человеческое общество с его индустрией, языком и прочими видами разумной деятельности. Ноосфера идет на смену биосфере и должна заменить последнюю.

Значительно большее развитие это понятие получило в книге «Феномен человека» французского палеонтолога и теолога П. Тейяра де Шардена (1965).

Высказав правильную идею о сознательной человеческой деятельности как о факторе, преобразующем биосферу, ле Руа и Тейяр де Шарден трактуют ее в идеалистическом плане. Ноосфера, по Тейяру де Шардену, —



«...мыслящий пласт», который, зародившись в конце третичного периода, разворачивается с тех пор над миром растений и животных вне биосферы и над ней»<sup>10</sup>. Это — стихийный процесс кристаллизации некоей внутренней божественной сути частиц материи, проявляющейся при их объединении. Оба французских ученых, говоря о развитии жизни на Земле и о роли человеческого разума в этом процессе, не смогли усмотреть самого главного — сложных и противоречивых отношений биосферы и человеческого общества с его социальными конфликтами и особыми общественными законами развития, сквозь призму которых преломляются отношения человека к природе. Поэтому преобразование биосферы в сферу разума — ноосферу — не может быть стихийным процессом, кристаллизацией каких-то изначальных зачатков мирового разума. За ноосферу надо сознательно бороться.

В. И. Вернадский в противоположность французским ученым понимал под ноосферой не нечто внешнее по отношению к биосфере, а новый этап в ее развитии, этап разумного регулирования взаимоотношений человека и природы, т. е. как раз то, о чем писал К. Маркс.

На наших глазах совершается революционный переход от эволюции, управляемой стихийными биологическими факторами (период биогенеза), к эволюции, управляемой человеческим сознанием, к периоду ноогенеза. Необходимая предпосылка ноогенеза — коммунистическое преобразование общества. Капитализм с его разрушительными войнами, классовыми противоречиями, неокOLONиализмом и расизмом, несмотря на порой поразительные достижения в области технического прогресса, не может быть основой сознательного управления эволюцией биосферы.

Таким образом, угрожающий человечеству экологический кризис может быть предотвращен не путем возврата к полудикому состоянию, не в итоге замены биосферы своеобразной техносферой, а как результат ноогенеза, т. е. сознательного управления биосферой с помощью более совершенной техники. Особое значение приобретает наука. К основной функции науки как средства познания окружающей действительности в условиях научно-технического прогресса прибавилась функция производительной силы общества. Сейчас наука начинает приобретать третью

<sup>10</sup> Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М.: Прогресс, 1965, с. 181.



функцию, становясь инструментом предотвращения экологического кризиса. Ясно, что новая функция науки в ходе прогрессивного развития общества будет приобретать все большее значение. Лозунг об ускорении научно-технического прогресса обязательно должен включать усиление значения этой третьей функции науки. Значение ноогенеза не ограничивается возможностью преодоления экологического кризиса. С развитием человеческого сознания появились вполне реальные предпосылки избежать и кризиса в развитии биосферы, о котором шла речь в одном из предыдущих разделов. Будущее не только человеческого общества, но и всей биосферы теперь зависит от сознательной воли людей.

### Ноогеника

В непосредственной связи с революционными социальными преобразованиями, со сменой капиталистических отношений социалистическими для удовлетворения новой потребности общества в науке как средстве гармонизации отношений человека и природы возникает необходимость в организации особого нового типа исследовательских учреждений, объединяющих представителей естественнонаучных теоретических дисциплин с работниками инженерно-технического, агрономического, медицинского и социологического профиля. Их основная задача — оценка достижений науки и техники не только с точки зрения непосредственного полезного эффекта, но и как факторов, в той или иной степени, в том или ином направлении влияющих на взаимные отношения человеческого общества и природы. Решая эту задачу, научные учреждения указанного типа отбирают и рекомендуют научные достижения, открытия и изобретения к внедрению в народное хозяйство и медицину, следят за результатами внедрения и организуют исследования в направлении ликвидации вредных побочных результатов внедрения, коль скоро таковые обнаруживаются. Они должны представлять собой разумный человеческий эквивалент, отбирающий функции биосферы, допускающий к развитию лишь такие новшества, которые не подрывают ее основу — биотический круговорот.

Критерием ценности нововведений при этом становится не только непосредственная полезность и выгода, но и совместимость с прогрессом жизни. В тактике челове-



ской деятельности непременно должна учитываться стратегия биосферы, «мудрость жизни», накопленная в течение миллиардов лет ее существования. Техника должна становиться все более и более биологичной. Она должна помогать человечеству самостоятельно ликвидировать вредные последствия научно-технического прогресса. При этом создается в известной мере парадоксальное положение: чтобы стать полноценной интегральной частью биотического круговорота, человеческое общество вынуждено само корректировать свою деятельность независимо от биосферы, но в соответствии с принципами ее эволюции.

Подобного рода учреждения следовало бы назвать институтами, лабораториями или бюро ноогенеза, а науку управления взаимными отношениями человеческого общества и природы — ноогеникой. Основная цель ноогеники — планирование настоящего во имя лучшего будущего. Главная задача — исправление нарушений в отношениях человека и природы и в самом человеке, вызванных прогрессом техники. Иначе говоря, ноогеника — это наука о том, как предотвратить экологический кризис, а затем и кризис биосферы в условиях (и с помощью) непрерывного научно-технического прогресса.

Коррекция нарушений в отношениях человека и природы, равно как и бережное отношение к ресурсам — не единственные задачи ноогеники. Помимо охранных функций, она обязана заботиться об увеличении многообразия форм жизни путем создания в ноосфере новых видов растений, животных, микроорганизмов. Эти новые виды будут не только служить источником пищи, кислорода и сырья для промышленности, но и помогать человеку еще более активно осваивать неживую природу, сопровождать его в космических полетах. Работа в этом направлении позволит глубже проникнуть в тайны жизни и, в конечном счете, приведет к созданию принципиально новых механизмов, эффективно перерабатывающих энергию, вещество и информацию, поступающие из неорганической природы. С помощью подобных механизмов человек научится лучше понимать структуру жизни, а живой покров Земли, со своей стороны, приобретет способность к своеобразному «пониманию» целей и стремлений человека.

Важнейшая задача ноогеники — постоянный контроль за ходом глобальных процессов в биосфере, протекающих как независимо от деятельности людей, так и в результа-



те человеческой активности. Подобный контроль совершенно необходим для планирования коррекции глобальных процессов в случае их развития в неблагоприятном для биосферы направлении.

Процесс преобразования биосферы в ноосферу, иначе говоря, развитие биосферы под разумным контролем, составляет сущность ноогенеза. Здесь существенно именно наличие разумного контроля, а не просто деятельности разумных существ. Обычная деятельность разумных существ в глобальном масштабе, к сожалению, часто оказывается неразумной. Наиболее яркие примеры неразумной деятельности вполне разумных существ — захватнические войны, колониальная политика, расизм, загрязнение биосферы и т. п.

Следовательно, человеческий разум сам по себе еще недостаточен для обеспечения разумного поведения общества. Должны быть созданы благоприятные условия, социалистическая организация общества.

Для перехода к ноогенезу — разумному управлению эволюцией биосферы — необходимо выработать новые принципы, новые методы взаимных отношений человека и остальной биосферы, преследующие цель неограниченного временем прогрессивного развития общества. Совокупность этих принципов и методов и составляет содержание ноогеники. Получается логически стройная цепь понятий: ноосфера, ноогенез, ноогеника — цель, специфика процесса развития, совокупность принципов и методов. При этом забота о будущем становится все более существенным фактором, определяющим развитие технологии в настоящее время. Опираясь на опыт прошлого, решая проблемы сегодняшнего дня, человечество обязано все время помнить о будущем, о грядущих поколениях детей, внуков, правнуков.

Ноогеника не ставит целью достижение какого-то равновесия между человеком и природой. Такое равновесие невозможно принципиально. Ее задача — разработка методов сознательного управления эволюцией биосферы, включающей человеческое общество как ведущую интегральную часть.

Ноогеника как наука о разумном регулировании взаимных отношений человека и природы еще только создается. Однако человеческая практика, стимулируемая заметным ухудшением среды обитания, уже движется в



направлении ноогенеза. Особенно отчетливо это движение обнаруживается в странах социалистического содружества, там, где практика не определяется частнособственными интересами, погоней за прибылью.

«Из поля зрения советских ученых, — говорил на XXV съезде партии Генеральный секретарь ЦК КПСС Л. И. Брежнев, — не должны выпадать обострившиеся за последнее время проблемы окружающей среды и народонаселения. Улучшение социалистического природопользования, разработка эффективной демографической политики — важная задача целого комплекса естественных и общественных наук»<sup>11</sup>.

Многие важные народнохозяйственные проблемы можно решить разными способами. Для достижения непосредственного эффекта все способы могут быть равноценными. Например, для получения большого урожая можно или расширять посевные площади за счет лесных массивов, или повышать урожайность уже освоенных земель. Вначале человечество шло преимущественно первым путем, и это было исторически оправдано. Наука и практика сегодняшнего дня настаивают на прекращении наступления на лес, так как следование по этой проторенной веками дороге стало нарушать биосферу. Выдвигается, по существу, ноогеническая задача — повышение продуктивности уже освоенных земель. По самым скромным подсчетам этим путем можно увеличить урожай в два—четыре раза. Большая роль принадлежит внедрению передовой агротехники, селекционно-генетическим мероприятиям. Известный советский генетик академик Н. И. Вавилов справедливо называл селекцию управляемой эволюцией культурных организмов.

Ограниченность площадей, занятых под сельскохозяйственные культуры и пастбища, заставляет исследовательскую мысль искать и другие пути получения пищевых и кормовых продуктов. Разрабатываются способы использования малопродуктивных, неудобных или эродированных почв, выдвигается проблема более полного и вместе с тем рационального использования биологических ресурсов морей и океанов, внутренних вод.

В основе биотического круговорота лежит жизнедеятельность одноклеточных. Успешное управление биосфе-

<sup>11</sup> Брежнев Л. И. Ленинским курсом, т. 5, М.: Политиздат, 1976, с. 531.



рой невозможно без тесного сотрудничества с ними. В связи с этим особое значение приобретает развитие микробиологической промышленности, использующей разнообразные микроорганизмы (бактерии, актиномицеты, дрожжи, водоросли, простейшие и пр.) в качестве продуцентов белка и других потребляемых человеком и сельскохозяйственными животными продуктов, лекарственных препаратов и пр.

В последние годы в нашей стране и за рубежом получили развитие исследования возможности использования углеводов, нефти и природного газа для выращивания некоторых видов дрожжей. А. А. Покровский в своей статье (1972) приводит расчеты, согласно которым всего лишь 2% добываемой в настоящее время нефти — около 2 млрд. т в год — достаточно для производства 25—30 млн. т дрожжевого белка, количества, способного обеспечить годовое питание 2 млрд. человек.

Американские исследователи предусматривают прямое введение микробных белков в пищевые продукты в самое ближайшее время. Советские ученые занимают в этом вопросе более осторожную позицию: такие белки следует рассматривать в качестве добавки к кормам сельскохозяйственных животных. А. А. Покровский называет эту точку зрения опосредованным использованием микробных белков в питании человека. Экспериментально установлено, что белки углеводородных дрожжей усваиваются лабораторными и сельскохозяйственными животными вполне удовлетворительно. При определенной квоте в рационе они обеспечивали нормальный рост и развитие. Использовать эти белки непосредственно в питании человека можно будет лишь после длительного применения в сельском хозяйстве и разработки методов очистки от возможных нежелательных компонентов.

Значительное место как кормовой объект в нашей стране и за рубежом, особенно в Японии, занимает микроскопическая водоросль хлорелла. Большое внимание начинает привлекать синезеленая водоросль спирулина, содержащая до 45—55% белка. В Республике Чад ее давно употребляют в пищу. В Мексике сконструированы специальные бассейны для культивирования спирулины. Мексиканские исследователи считают, что производство сухой биомассы этой водоросли будет экономически рентабельно. Серьезно обсуждается вопрос о получении из бы-



товых отходов или из водорослей с помощью метановых бактерий горючего газа — метана. Подсчитано, что если бы США начали выращивать водоросли на 5% всех земель, то из их продукции с помощью метановой ферментации можно было бы получить столько метана, сколько понадобится для удовлетворения всей потребности страны в энергии к 2020 году.

Генетико-селекционными методами удастся весьма существенно повысить продукцию микроорганизмами специфических полезных веществ. Так, продукция пенициллина плесенью пенициллиум была увеличена по сравнению с исходной в тысячу раз.

Стоит задача создания путем селекции микроорганизмов, способных эффективно разлагать искусственные полимеры, токсичные вещества, пестициды, избирательно истреблять вредных насекомых и т. д.

Широкий фронт исследований различных видов микроскопических организмов в качестве продуцентов пищевого и кормового белка, ферментов, аминокислот, лекарственных препаратов и т. п. обеспечит должный прогресс в этой важной области.

Для сохранения урожая следует вести борьбу с вредителями. И в этом деле существуют разные пути. Весьма эффективны различные хлорорганические соединения типа ДДТ, гексахлорана и др., так называемые пестициды. Они сыграли свою, несомненно, положительную роль. И, однако, сейчас уже ясно, что неограниченное применение подобных веществ — дело не только бесперспективное, но и вредное.

В последние годы началась разработка новых, менее опасных и более эффективных способов защиты лесных насаждений и сельскохозяйственных культур. Это — внедрение иммунных сортов, стимуляция развития и размножения хищников, поедающих вредителей; культивирование растений, отпугивающих вредителей; выведение штаммов микроорганизмов, поражающих вредных членистоногих; привлечение или отпугивание вредителей специфическими препаратами (аттрактанты, репелленты), ультразвуком, другими физическими методами воздействия; разрушение генетической структуры вредителей, наконец, синтез легко разрушаемых микроорганизмами пестицидов. Все это требует знания образа жизни вредителей, особенностей их поведения и т. п. Иначе говоря,



в сложном деле защиты урожая от вредных организмов ведущую роль должен играть не химик, а биолог, а в будущем — ноогеник. Лишь ноогенические методы борьбы (используя наряду с другими, конечно, и химические средства!) позволят не разрушать естественные комплексы организмов, а преобразовывать их в желательном направлении, делая биоценозы более многообразными, органически включающими и человеческую практику. Это один из важных разделов ноогеники.

Необходимость охраны лесов, парков, лугов, существующих пахотных земель заставляет задуматься над проблемой их отчуждения под городское строительство. Город будущего, по-видимому, будет расти вверх и вглубь, а не вширь. Эти тенденции уже обнаруживаются. Автоматизированные промышленные предприятия уйдут под землю. На поверхности останутся лишь пульта управления. Некоторые исследователи допускают возможность вынесения за пределы биосферы, на орбитальные околоземные космические станции, особо вредных производств, засоряющих биосферу токсическими и радиоактивными отходами. Это серьезное предложение. Однако прежде чем его осуществлять, требуется исследовать влияние околоземного космического пространства на биосферу Земли, проблему обмена веществом и энергией между биосферой и околоземным космосом.

Сложен вопрос с чистой пресной водой. Ее ресурсов для развития общества скоро явно не хватит. Большинство ученых, думающих над решением данной проблемы, приходит к выводу: в ближайшем будущем человечество будет вынуждено для производственных целей и пищевого водоснабжения в широких масштабах пользоваться опресненной морской водой. В принципе эта проблема уже решена. В настоящее время в мире функционирует более 800 опреснителей с суточной производительностью 1,7 млн. м<sup>3</sup> пресной воды (см. М. В. Санин, 1975). В нашей стране мощный опреснитель работает на полуострове Мангышлак, обеспечивая пресной водой г. Шевченко.

По расчетам В. А. Клячко (1972), объем опресненной воды во всем мире должен возрасти к 1990 г. до 20 км<sup>3</sup>, а к 2000 г. до сотен кубических километров. Себестоимость опресненной воды пока еще дороже, чем воды из естественных источников. Но в отдельных случаях ее



дешевле получить на месте, чем перебрасывать или привозить из других районов. Глобальное решение проблемы опреснения соленых и солоноватых вод освободит реки и озера от непосильной нагрузки, которую они несут сейчас; появится возможность полного освоения пустынь, обеспечения химической промышленности новым сырьем. Крупные производства, потребляющие большое количество воды, шагнут к берегам морей и океанов.

Ясно, что прежде чем подобные пока еще полуфантастические проекты будут в той или иной мере осуществлены, необходимо проведение большой научно-исследовательской, опять-таки, по существу, ноогенической работы, которая только и может обеспечить их практическую реализацию. В противном случае мы лишь усилим загрязнение морей и океанов со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Весьма важным является переход промышленности к технологии без загрязнения биосферы, создание беструбных, бессточных заводов. По мнению академика И. В. Петрянова, «в огромном большинстве случаев это совершенно реальный и выгодный путь». С позиции ноогеники — это единственно возможный путь.

Пока беструбное и бессточное производство полностью не налажено, недостаточно очищенные стоки заводов и фабрик, прежде чем поступать в открытую природу, должны непременно проходить биологическую доочистку с помощью микроорганизмов, разрушающих органические отходы промышленности. Некоторые микроорганизмы (бактерии, грибки, актиномицеты) способны использовать стойкие органические вещества и даже антисептики (например, фенолы) в качестве источников углерода и энергии. Эта способность низших организмов может быть значительно усилена методами генетики и селекции. В этом направлении также ведется научный поиск.

Отдельные виды организмов могут и должны быть использованы в качестве концентраторов металлов и, что особенно важно, радиоактивных осадков. Иначе говоря, по мере развития промышленности — процесса, идущего все убыстряющимися темпами, — для нейтрализации вредных последствий этого процесса потребуются мобилизация все более разносторонних функций биосферы и, конечно, в первую очередь функции ее основы — совокупности одноклеточных организмов. Лишь тогда, когда



промышленность перейдет на бессточную и беструбную технологию, роль биологической очистки может стать второстепенной.

Исключительно важна проблема регулирования теплового баланса Земли. От успешного ее решения зависит не только будущее человечества, но, по-видимому, и судьба жизни на нашей планете.

В принципе эта проблема вполне разрешима. Уже сейчас в результате человеческой деятельности идут два противоположных процесса: повышение температуры поверхности Земли в итоге сжигания органического топлива, работы атомных электростанций и увеличения концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере и ее понижение вследствие запыленности атмосферы отходами человеческой деятельности, снижающей интенсивность солнечной составляющей теплового баланса. Масштаб этих процессов возрастает, что, с одной стороны, вызывает обоснованные опасения, а с другой — создает предпосылки для эффективного сознательного регулирования.

Даже современное, пока нерегулируемое увеличение концентрации углекислоты в атмосфере, составляющее 0,2% в год, согласно М. И. Будыко, отсрочивает оледенение планеты на тысячелетия. Более того, «при сохранении современных масштабов воздействия на атмосферу, а тем более при их увеличении возможность глобального оледенения может быть исключена», — пишет этот автор в уже цитированной монографии. Возникает противоположная опасность — перегрев планеты, что может вызвать таяние ледников Антарктиды, Гренландии, Северного Ледовитого океана и, как следствие этого, затопление огромных плодородных территорий. Переход к сознательному регулированию температурного режима планеты неизбежен. В арсенале способов подобного регулирования есть и такие, как строительство глубоко под землей предприятий, отличающихся усиленной теплопродукцией, или вынесение их в космос.

Весьма перспективны исследования в направлении более полного использования излучения Солнца, геотермальной энергии, энергии приливов, силы ветра — этих источников постоянной энергии. Нелишне по этому поводу привести слова известного французского физика Ф. Жолио-Кюри: «Хотя я и верю в будущее атомной энергии и убежден в важности этого изобретения, однако



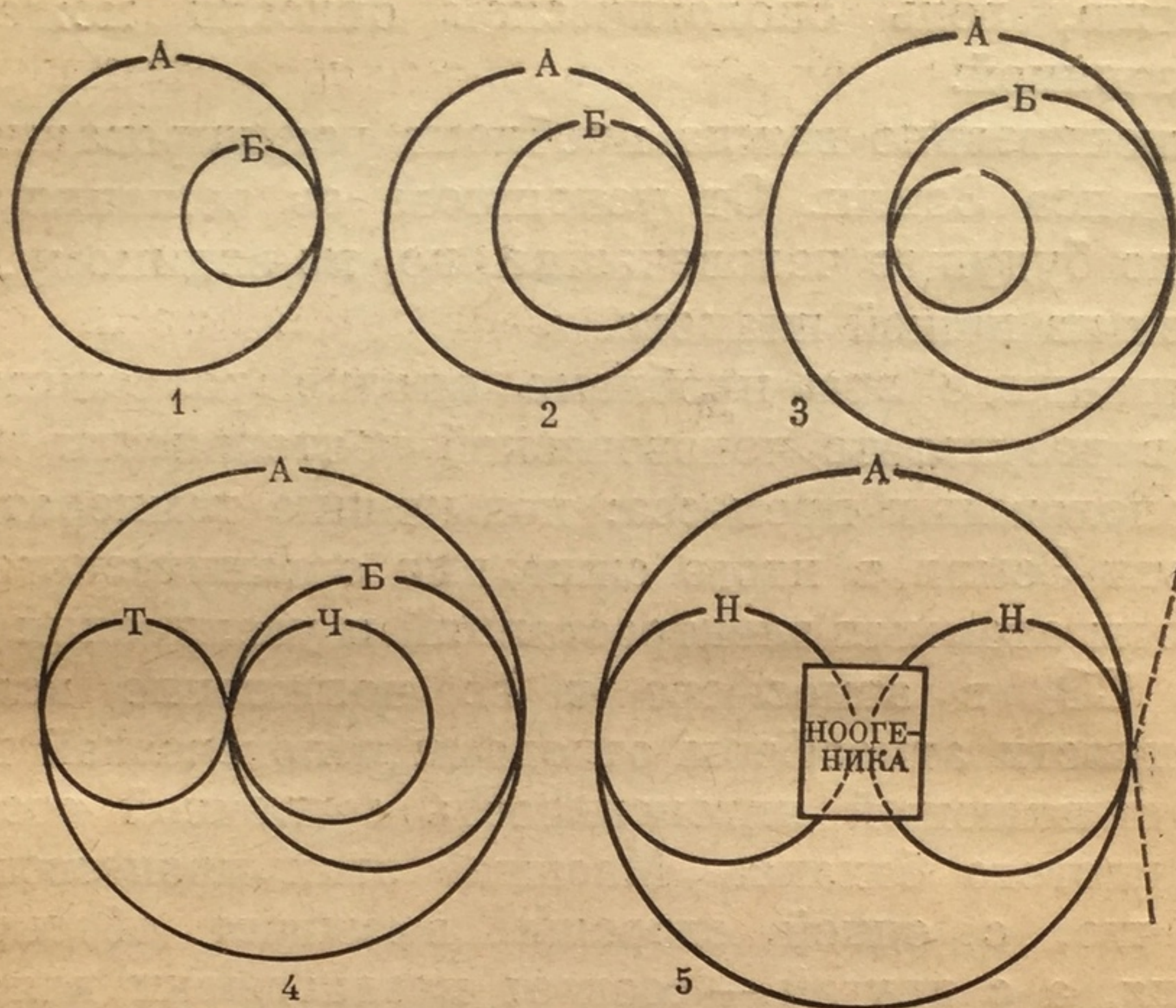


Рис. 45. Стадии развития биосферы

1 — в большом абиотическом круговороте веществ (А) возник биотический круговорот, образовалась биосфера (Б); 2 — по мере развития жизни биосфера расширяется; 3 — в биосфере появилось человеческое общество (Ч); 4 — человеческое общество стало поглощать вещество и энергию не только через биосферу, но и непосредственно из абиотической среды — (Т); 5 — биосфера, превратившаяся в ноосферу (Н), стала развиваться под контролем разумной человеческой деятельности (ноогенез). Управление взаимными отношениями человеческого общества и природы осуществляется с помощью ноогеники. Жизнь, развиваясь, все полнее осваивает вещество, энергию и потенциал информации неживой природы, распространяясь за пределы Земли (пунктирные линии)

я считаю, что подлинный переворот в энергетике наступит только тогда, когда мы сможем осуществлять массовый синтез молекул, аналогичных хлорофиллу, или даже более высокого качества»<sup>12</sup>. На значение более полного использования энергии Солнца в энергетике будущего указывает и академик Н. Н. Семенов<sup>13</sup>.

Во многих сферах человеческой деятельности сейчас все в большей мере обнаруживается тенденция перехода от односторонних, подчас варварских способов наступле-

<sup>12</sup> Жюлио-Кюри Ф. Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 518.

<sup>13</sup> Семенов Н. Н. Об энергетике будущего. — В кн.: Наука и общество. М.: Наука, 1973, с. 112.



ния на природу, к методам более ноогеничным. Все большее значение начинают придавать организации заповедников — эталонов нетронутой природы, охране диких животных и растений — носителей богатейшего генофонда.

Создается широкая сеть контрольных пунктов наблюдения за глобальными и местными изменениями основных физических, химических и биологических параметров окружающей среды (мониторинг). Большой победой человеческого разума является запрещение испытания термоядерного оружия в трех средах, договор о нераспространении ядерного оружия и т. п. (рис. 45).

Используя достижения других наук, ноогеника позволит устранить опасность разрушения наследственных структур человека — основы его биологической сущности. В обществе, свободном от классовых противоречий, доступная каждому члену общества полноценная пища, чистая вода, свежий воздух, процветающая живая природа не только обеспечат людям нормальные условия жизни, но и вызовут подъем творческой активности, развитие науки, искусства, высокой морали.

Прогресс биологии и медицины приведет к повышению стабильности наследственной основы человека. Вырисовываются пути существенного снижения скорости наследственной изменчивости, ведущей, как правило, к разрушению наследственных структур. Видимо, реальностью станет генотерапия, т. е. замена дефектных генов полноценными с помощью вирусов. Уже сейчас вырабатываются способы раннего исправления ненормальностей в развитии, вызванных теми или иными неблагоприятными наследственными изменениями. Вне всякого сомнения подобные исследования будут все больше и больше развиваться. Наконец, конечно, будут совершенствоваться методы физического и эстетического воспитания подрастающего поколения, что обеспечит нашим потомкам гармоничное развитие. Иначе говоря, ноогенез означает расцвет не только природы и общества, но и каждой отдельной человеческой личности.

Человек в отличие от других живых существ способен ставить цели и добиваться их осуществления. Цели, очевидно, должны быть таковыми, чтобы их осуществление способствовало процветанию человечества, а не вело к пропасти ядерной катастрофы, самоотравлению и другим



последствиям явно неразумной деятельности, навязанной обществу варварством прошлых социальных систем.

Изучение стратегии эволюции биосферы позволяет выделить главные пути движения в будущее. Это постоянный выбор альтернатив хозяйственной деятельности, совместимых с прогрессом жизни, и разумное расширение взаимодействия общества с космическими и геологическими факторами — потенциально безграничными источниками вещества и энергии и областями принципиально новых технологий.

Мы живем в век, когда происходит переоценка человеческой меры разумности, когда применение новых приемов воздействия на окружающий мир должно сочетаться с мудростью предвидения результатов этого применения.

Жизнь  
гообра  
рии. С  
сирую  
в ходе  
новые.

В  
рии по  
вития  
ню ди  
объеди  
итоге  
исполн

Та  
эволю  
основа  
структ  
диффе  
тате

Жи  
вещес  
синтез  
из кр  
тичес  
играти

Сн  
ствия  
собой  
диффе  
Принп  
жился  
с поз  
далеко



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизнь на Земле возникла как итог длительного, многообразного и неравномерного процесса эволюции материи. Сущность этого процесса заключалась в прогрессирующей дифференциации форм движения материи, в ходе которой наряду со старыми формами возникали новые.

В каждой вновь возникшей форме организации материи появляются и свойственные ей ведущие факторы развития. Они подготавливают переход к следующему уровню дифференциации. Этот переход осуществляется путем объединения структурных элементов данного уровня в итоге образования новых форм связи между ними за счет использования энергии предыдущих уровней.

Таким образом, основной организационный принцип эволюции — дифференциация форм движения материи, основанная на прогрессирующей интеграции все новых структурных элементов, постоянно возникающих в ходе дифференциации. Высшие уровни развиваются в результате синтеза рассеянной информации низших уровней.

Жизнь возникла на основе круговорота органического вещества, обусловленного взаимодействием процессов его синтеза и деструкции. В ходе очередной дифференциации из круговорота органического вещества выделился биотический круговорот, в котором основную роль стали играть организмы. Так возникла биосфера.

Сначала биосфера функционировала путем взаимодействия одноклеточных синтетиков и деструкторов между собой и с абиотическими факторами. Затем в итоге новой дифференциации появились многоклеточные организмы. Принцип неравномерности в развитии материи обнаружился и в неравномерности развития биосферы. Наряду с позвоночными, насекомыми, цветковыми растениями, далеко продвинувшимися по пути прогресса, существуют



протисты, бактерии и водоросли, сохранившиеся практически в неизменном виде в течение ряда геологических периодов. Обращая внимание на эту вторую группу организмов, некоторые исследователи даже ставят под сомнение сам принцип эволюции. Их ошибка — недоучет целостного характера развития жизни. Прогрессивная эволюция биосферы невозможна без сохранения ее основы — круговорота органического вещества, регулируемого в основном деятельностью одноклеточных организмов. Как не могут нормально функционировать клетки мозга без клеток кишечника, почек, печени, крови, так же невозможно существование и развитие высших форм жизни без низших. Низшие одноклеточные — необходимая составная часть биосферы, обеспечивающая ее нормальное функционирование, а следовательно, и возможность прогрессивного развития. Их постоянство — основа эволюции всей биосферы.

Движет эволюцию противоречие между безграничной способностью к размножению — наиболее характерным свойством жизни — и ограниченностью материальных ресурсов, могущих быть использованными. Противоречие разрешается путем овладения новыми источниками вещества и энергии, а следовательно, и новой информацией. Изменчивость живого — предпосылка, а отбор — способ закрепления и совершенствования организации.

Благодаря способности к самовоспроизведению, живое, приспособляясь к различным условиям, все время выходит за пределы замкнутого цикла. Однако в результате активности одноклеточных это приводит не к разрушению циклической структуры, а к расширению круговорота. Круг превращается в спираль — великую спираль жизни! При этом повышается организованность жизни, что открывает возможности для поглощения дополнительной информации. Освоение жизнью материальных источников неорганической среды становится все более полным. В этом заключается прогресс жизни. Яркие краски цветов и бабочек — лишь внешняя форма этого прогресса.

Использование принципа круговорота позволило живой системе успешно решить проблемы устранения вредных отходов и экономии материальных ресурсов. Все живые существа в процессе жизни портят среду. Однако эта порча быстро ликвидируется организмами других видов, как правило, ближайшими соседями, она всегда локальна



и временна. Точная пригнанность звеньев круговорота обеспечивает сохранение в биосфере определенного запаса химических веществ в течение сотен миллионов лет биогенеза.

Важнейшее достижение биогенеза — формирование генетических программирующих устройств, позволяющих закреплять достигнутое. Соревнование различных программ в борьбе за существование ведет к двум важным следствиям. Во-первых, естественный отбор совершенствует программы индивидуального развития особей, и, во-вторых, возникает программирование направления эволюции видов. При этом программирующим устройством становится сама биосфера. Ведь она определяет особенности, скорость и направление эволюционных преобразований видов, входящих в ее состав.

Качественно новый этап в биотическом круговороте наступил с возникновением человеческого общества. Сначала деятельность людей мало отличалась от деятельности иных живых существ. Беря у биосферы средства к существованию, люди отдавали ей то, что могли использовать другие организмы. Универсальная способность микроорганизмов производить разрушение органического вещества обеспечивала включение последствий хозяйственной деятельности в биотический круговорот. Сейчас положение коренным образом изменилось. Продолжая брать у природы сырье, промышленность и сельское хозяйство вносят в нее вещества, не используемые живым населением планеты, а нередко и весьма ядовитые. Биотический круговорот становится незамкнутым. Нарушаются главные закономерности, лежащие в основе длительного существования жизни: относительная замкнутость круговорота, локализация уничтожения вредных отходов, экономия материальных ресурсов. Разумная по своим намерениям деятельность людей в масштабе биосферы в большинстве случаев оказывается разрушительной. Научно-техническая революция выступает как новая революция биосферы.

Перед человеческим обществом возникает грандиозная задача — разработка методов и способов сознательного регулирования обмена веществ между человеком и биосферой, включение человеческой деятельности в биотический круговорот планеты. В первую очередь, видимо, следует учитывать важнейшие закономерности биосферы, особен-



но принцип локализации очистки. Открытую природу без вреда для будущего людей нельзя использовать как очистное сооружение, каковым сейчас она, к сожалению, пока еще вынуждена быть.

Таким образом, чтобы обеспечить длительное существование и прогрессивное развитие, человечество уже сейчас обязано брать штурвал эволюции в свои руки для направления ее хода по пути ноогенеза. «Сознание человека не только отражает объективный мир, но и творит его», — писал В. И. Ленин<sup>1</sup>. Нужно, чтобы это творчество было ноогеничным! При этом условии обмен веществ между человеком и природой перестанет быть «слепой силой», господствующей над обществом. Назревающий конфликт между человеком и биосферой будет решен не путем возврата к полудикому состоянию, не в итоге замены биосферы своеобразной техносферой, а в результате сознательного управления биосферой с помощью еще более совершенной техники, учитывающей особенности и возможности биотического круговорота. При этом огромная роль принадлежит науке. К ее функциям как средства познания окружающей действительности и основы технического прогресса прибавляется новая, третья функция — наука становится средством выживания человечества в условиях научно-технической революции. Более того, она превращается в условие целенаправленной эволюции биосферы, от чего зависит не только ее будущее, но и само существование.

Ноогенез знаменует собой не только качественно новую вершину эволюции биосферы, он определяет и ее дальнейшую судьбу! Одновременно он означает и развитие каждой отдельной человеческой личности. При этом материальные и эстетические и этические принципы, лежащие в основе управления природой, неизбежно становятся и принципами сохранения и совершенствования высших материальных и духовных ценностей человеческой культуры.

<sup>1</sup> Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. 29, с. 194.

Алекса  
веде  
(цит  
биол  
Айрап  
тельн  
замеш  
торно  
Вопро  
зиоло  
Л.: И  
Аллер  
химич  
1963.  
Ананич  
жающ  
приро  
гресс,  
Анохин  
бернет  
ские  
М.: Со  
Аристоте  
Л.: Со  
Арнон  
фосфор  
схема  
V Меж  
ческого  
VI. М.:  
Астауров  
следств  
теров у  
ter.— Ж  
т. 3, вып  
Ауэрбах  
зическая  
Образов  
Баяв А. А.  
биополи  
нальное



## ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я. Проблема поведения на клеточном уровне (цитозология).— Усп. соврем. биол., 1970, т. 69, вып. 2.
- Айрапетянц Э. Ш. Опыт сравнительного изучения принципа замещаемости в межанализаторной интеграции.— В кн.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов, вып. 1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960.
- Аллер Л. Распространенность химических элементов. М.: ИЛ, 1963.
- Ананичев К. В. Проблемы окружающей среды, энергии и природных ресурсов. М.: Прогресс, 1975.
- Анохин П. К. Физиология и кибернетика.— В кн.: Философские вопросы кибернетики. М.: Соцэкономиздат, 1961.
- Аристотель. Метафизика. М.— Л.: Соцэкономиздат, 1934.
- Арнон Д. Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза.— Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Астауров Б. Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster*.— Ж. эксперим. биол., 1927, т. 3, вып. 1—2.
- Ауэрбах Ф. Эктропизм или физическая теория жизни. СПб.: Образование, 1911.
- Баев А. А. Ассоциация молекул биополимеров, ее функциональное и биологическое значение.— Вест. АН СССР, 1971, № 2.
- Базилевич Н. И., Родин Л. С., Розов Н. Н. Сколько весит живое вещество планеты? — Природа, 1971, № 1.
- Барнетт А. Род человеческий. М.: Мир, 1968.
- Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.— Л.: ВИЭМ, 1935.
- Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, 1964, т. 69 (2).
- Беляев Д. К. О генотипических принципах в селекции животных.— В кн.: Материалы и рекомендации Всесоюзной конференции по улучшению племенного дела в животноводстве. М.: Колос, 1966.
- Берг А. И., Бирюков Б. В. Кибернетика и прогресс науки и техники.— В кн.: Ленин и современное естествознание. М.: Мысль, 1969.
- Бергсон А. Творческая эволюция. СПб.: Русская мысль, 1914.
- Беркнер Л., Маршалл Л. Кислород и эволюция.— В кн.: Земля и вселенная, 1966, № 4.
- Бернал Д. Возникновение жизни. М.: Мир, 1969.
- Бернар К. Курс общей физиологии. СПб.: Изд-во Билибина, 1878.
- Бир Ст. Кибернетика и управление производством. М.: Наука, 1965.



- Браше Ж.* Живая клетка.— В кн.: Живая клетка. М., Мир, 1966.
- Брежнев Л. И.* Ленинским курсом, т. 5. М.: Политиздат, 1976.
- Будыко М. И.* Климат и жизнь. Л.: Наука, 1971.
- Будыко М. И.* Глобальная экология. М.: Мысль, 1977.
- Бэкон Ф.* Сочинения в двух томах. М.: Мысль, 1971.
- Вавилов Н. И.* Роль Дарвина в развитии биологических наук.— В кн.: Ч. Дарвин. Происхождение видов. М.: Сельхозгиз, 1935.
- Вавилов Н. И.* Научные основы селекции пшеницы. М.: Сельхозгиз, 1935.
- Вайскопф В.* Наука и удивительное. М.: Наука, 1965.
- Вейсман А.* Лекции по эволюционной теории. СПб., 1918.
- Вернадский В. И.* Биогеохимические очерки. М.: Изд-во АН СССР, 1940.
- Вернадский В. И.* Биосфера.— Избр. соч., т. V. М.: Изд-во АН СССР, 1960.
- Вернадский В. И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965.
- Вильямс В. Р.* Почвоведение.— Собр. соч., т. 6. М.: Сельхозгиз, 1949—1952.
- Вильямс В. Р.* Агрономия.— Собр. соч., т. 10. М.: Сельхозгиз, 1949—1952.
- Винберг Г. Г.* Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1961.
- Винер Н.* Кибернетика. М.: Советское радио, 1958.
- Винер Н.* Кибернетика и общество. М.: ИЛ, 1958.
- Виноградов А. П.* Введение в геохимию океана. М.: Изд-во АН СССР, 1967.
- Гаффрон Г.* Эволюция фотосинтеза.— В кн.: Труды V Международного биохим. конгресса. М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Гендерсон Л. Ж.* Среда жизни. М.— Л.: Госиздат, 1924.
- Гертвиг О.* Современные спорные вопросы биологии. Эволюция или эпигенез? М., 1895.
- Гершензон С. М.* Вирусная трансдукция наследственного признака у тутового шелкопряда.— Вопросы вирусологии, 1965, № 2.
- Гёте И. В.* Природа.— Избр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Гиляров М. С.* Обратные связи и направление эволюционного процесса.— Вестн. АН СССР, 1976, № 8.
- Глушков В. М.* О кибернетике как науке.— В кн.: Кибернетика, мышление, жизнь. М.: Мысль, 1964.
- Гробстайн К.* Стратегия жизни. М.: Мир, 1968.
- Гудожник Г. С.* Научно-техническая революция и экологический кризис. М.: Международные отношения, 1975.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов.— Соч., т. 3, М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Догель В. А.* Курс общей паразитологии. М.: Учпедгиз, 1941.
- Дубинин Н. П.* Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966.
- Дубинин Н. П.* Некоторые методологические проблемы генетики. М.: Знание, 1968.
- Дубинин Н. П.* Современная генетика в свете марксистско-ленинской философии.— В кн.: Ленин и современное естествознание. М., 1969.
- Дубинин Н. П.* Общая генетика. М.: Наука, 1970.
- Дювинье П., Танг М.* Биосфера и место в ней человека. М.: Прогресс, 1968.
- Дюкрок А.* Физика кибернетики.— В кн.: Кибернетика ожидаемая и кибернетика неожиданная. М.: Наука, 1968.
- Жолио-Кюри Ф.* Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Завадский К. М.* Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968.



Завадский К. М. Синтетическая теория эволюции и диалектический материализм.— Материалы симпозиума «Философские проблемы эволюционной теории», ч. II. М.: Наука, 1971.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука, 1968.

Кальвин М. Химическая эволюция. М.: Мир, 1971.

Камшилов М. М. Отбор в различных условиях проявления признака.— Биол. ж., 1935, т. 2, № 6.

Камшилов М. М. К вопросу об отборе на холодоустойчивость.— Ж. общ. биол., 1941, т. 2, № 2.

Камшилов М. М. Отбор — фактор усложнения организации.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 3.

Камшилов М. М. Отбор на повышенную устойчивость к ультрафиолетовым лучам в различных линиях жгутиконосцев.— В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л.: Наука, 1967.

Камшилов М. М. Буферность живой системы.— Ж. общ. биол., 1974, т. 34, № 2.

Камшилов М. М. Эволюционное значение определенной изменчивости.— Вестн. АН СССР, 1976, № 8.

Камшилов М. М. Ноогенез — эволюция, управляемая человеком. М.: Знание, 1977.

Кантон Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение. М.: Мир, 1972.

Кириллин В. А. О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов.— Известия, 1972, 20 сент.

Клячко В. А. Перспективы увеличения ресурсов пресных вод на территории СССР за счет опреснения соленых и солоно-

ватых вод.— Водные ресурсы, 1972, № 1.

Ковда В. А. Биосфера и человечество.— В кн.: Биосфера и ее ресурсы. М.: Наука, 1971.

Кожанчиков И. Об условиях возникновения биологических форм *Gastroidea viridula*.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. IV, вып. 4.

Кольцов Н. К. Проблема прогрессивной эволюции.— Биол. ж., 1933, т. 2, вып. 4—5.

Кольцов Н. К. Организация клетки. М.—Л.: Биомедгиз, 1936.

Комаров В. Л. Происхождение растений. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1943.

Коммонер Б. Замыкающийся круг. Л.: Гидрометиздат, 1974.

Крестьянский В. И. Переход от ведущей роли естественного отбора к ведущей роли труда.— Усп. соврем. биол., т. 14, вып. 2.

Крылов И. Н. На заре жизни. М.: Наука, 1972.

Лазарев Н. В. (ред.). Введение в геогигиену. М.—Л.: Наука, 1966.

Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. 29, 42.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.

Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965.

Малиновский Ю. М. Зависимость продуктивности биосферы Земли от положения солнечной системы в Галактике.— В кн.: Проблемы космической биологии, т. 18. М.: Наука, 1973.

Малышев С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.—Л.: Наука, 1966.

Маркс К. и Энгельс Ф. Соч., т. 3, с. 20, 25.

Мейер Н., Мейер З. Об образовании биологических форм у



- Chrysopa vulgaris* Schr. (Neuroptera).— Зоол. ж., 1946, т. 25, № 2.
- Меллер Г. Ген как основа жизни. Избранные работы по генетике. М.: Сельхозгиз, 1937.
- Методологические аспекты исследования биосферы. М.: Наука, 1975.
- Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. М.—Л.: Биомедгиз, 1936.
- Морган Т. Г. Развитие и наследственность. М.—Л.: Биомедгиз, 1937.
- Наумов Н. П. Взаимодействие со средой единичных организмов и популяций животных.— В кн.: Философские вопросы биологии. М.: Изд-во МГУ, 1956.
- Нейман Д. Общая и логическая теория автоматов. М.: Физматгиз, 1960.
- Нейфах С. А. Предисловие.— В кн.: Механизмы клеточного обмена. М.: Наука, 1967.
- Ничипорович А. А. Фотосинтез.— Природа, 1967, № 6.
- Одум Е. Экология. М.: Просвещение, 1968.
- Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Изд-во АН СССР, 1960.
- Опарин А. И. Жизнь и ее соотношение с другими формами движения материи.— В кн.: О сущности жизни. М.: Наука, 1964.
- Опарин А. И. Предисловие к русскому изданию.— В кн.: Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. М.: Мир, 1975.
- Опарин А. И., Фесенков В. Г. Жизнь во вселенной. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Перельман А. И. Геохимия биосферы. М.: Наука, 1973.
- Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М.: Высшая школа, 1975.
- Покровский А. А. Перспективы использования белков одноклеточных организмов.— В кн.: Медико-биологические исследования углеводородных дрожжей. М.: Наука, 1972.
- Постановление Верховного Совета СССР «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов».— Известия, 1972, 21 сент.
- Пресман А. С. Идеи В. И. Вернадского в современной биологии. М.: Знание, 1976.
- Природа и общество. М.: Наука, 1968.
- Промптов А. Н. Плейотропная геновариация Polymorpha у *D. fenebris*.— Ж. эксперим. биол., 1929, т. 5, вып. 3—4.
- Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Рабинович Е. Фотосинтез. М.: ИЛ, 1951.
- Равен Х. Оогенез. М.: Мир, 1964.
- Родендорф Б. Б., Жерихин В. В. Палеонтология и охрана природы.— Природа, 1974, № 5.
- Рутген М. Происхождение жизни. М.: Мир, 1973.
- Саган К. Первичный синтез нуклеозидфосфатов под действием ультрафиолетовых лучей.— В кн.: Происхождение предбиологических систем. М.: Мир, 1966.
- Санин М. В. Исследовательские и проектно-конструкторские работы в области опреснения соленых и солоноватых вод в США.— Водные ресурсы, 1975, № 4.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.—Л.: Биомедгиз, 1934.

Семенов  
душег  
ществ  
Сент-Д  
молек  
Наука  
Серебро  
пробле  
люции  
Соболев  
Киев.  
Соколов  
Земли  
ной ди  
АН СССР  
143.  
Строение  
ганизм  
ка, 197  
Тахтадж  
ва орга  
рода, 1  
Тейяр де  
человек  
Тимирязе  
дачи  
знания  
Тимирязе  
тописи  
Сельхоз  
Тимофеев  
нотинич  
нотипа.  
1925, т.  
Тимофеев  
ронцов  
Краткий  
ции. М.:  
Токин Б.  
Ташкент  
Уоддингто  
ретическ  
1970.  
Уолд Дж.  
ния на  
не.— Тр.  
хим. кон  
III. Эвол  
М.: Изд-в  
Уолд Дж. П  
во базир  
второго и  
периодич



- Семенов Н. Н. Об энергетике будущего.— В кн.: Наука и общество. М.: Наука, 1973.
- Сент-Дьердьи А. Введение в субмолекулярную биологию. М.: Наука, 1964.
- Серебровский А. С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973.
- Соболев Д. Н. Земля и жизнь. Киев. 1927.
- Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойной дифференциации.— Вестн. АН СССР, 1976, № 1, с. 126—143.
- Строение ДНК и положение организмов в системе. М.: Наука, 1972.
- Тахтаджан А. Л. Четыре царства органического мира.— Природа, 1973, № 2.
- Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М.: Прогресс, 1965.
- Тимирязев К. А. Насущные задачи современного естествознания. М., 1908.
- Тимирязев К. А. Из научной летописи 1912 г.— Собр. соч. М.: Сельхозгиз, 1939.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. О фенотипическом проявлении генотипа.— Ж. эксперим. биол., 1925, т. 1, вып. 3—4.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969.
- Токин Б. П. Вопросы биологии. Ташкент, 1935.
- Уоддингтон К. Х. На пути к теоретической биологии. М.: Мир, 1970.
- Уолд Дж. Филогения и онтогенез на молекулярном уровне.— Тр. V Междунар. биохим. конгресса. Симпозиум III. Эволюционная биохимия. М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Уолд Дж. Почему живое вещество базируется на элементах второго и третьего периодов периодической системы? — В кн.: Горизонты биологии. М.: Мир, 1964.
- Фабр Ж. А. Жизнь насекомых. М.: Учпедгиз, 1963.
- Филиппченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. Пг., 1923.
- Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. М.: Мир, 1975.
- Фриш К. Из жизни пчел. М.: Мир, 1966.
- Фюрон Р. Проблема воды на земном шаре. Л.: Гидрометиздат, 1966.
- Хильми Г. Ф. Основы физики биосферы. Л.: Гидрометиздат, 1966.
- Хохлов С. С. Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970.
- Циттель К. Основы палеонтологии, ч. I. М.— Л.: ОНТИ, 1934.
- Цонф Г. Отношение и контекст.— В кн.: Принципы самоорганизации. М.: Мир, 1966.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Ж. эксперим. биол., 1926, т. 2, вып. 1.
- Чижевский А. Л. Солнце и мы. М.: Знание, 1963.
- Шапошников Г. Х. Возникновение и ускорение репродуктивной изоляции и критерий вида.— Энтомол. обозрение. 1966, т. 4, № 1.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1938.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1946.
- Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964.
- Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индиви-



- дуальном развитии. М.: Наука, 1964.
- Шмальгаузен И. И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968.
- Шрамм Г.* Синтез нуклеозидов и полинуклеотидов с помощью метафосфорных эфиров.— В кн.: Происхождение предбиологических систем. М.: Мир, 1966.
- Шрейдер Ю. А.* Об одной модели семантической теории информации.— Проблемы кибернетики, вып. 13. М.: Наука, 1965.
- Шульман С. С.* Проблема происхождения Metazoa.— В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1973.
- Элтон Ч.* Экология нашествий животных и растений. М.: ИЛ, 1960.
- Энгельгард В. А.* Пути химии в познании явлений жизни.— Химия и жизнь, 1965, № 7—8.
- Энгельгард В. А.* Проблема жизни в современном естествознании.— В кн.: Ленин и современное естествознание. М.: Мысль, 1969.
- Эрлих П., Холм Р.* Процесс эволюции. М.: Мир, 1966.
- Эшби У. Р.* Введение в кибернетику. М.: ИЛ, 1959.
- Эшби У. Р.* Конструкция мозга. М.: ИЛ, 1962.
- Baur E.* Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1911.
- Blum H. P.* Time's arrow and evolution. Princeton (New Jersey), 1951.
- Brachet J.* The role of nucleic acids in morphogenesis.— Progress in biophysics. Oxford; London, 1965, vol. 15.
- Colosi G.* Filogenesi e sistematica.— XXVIII Convegno dell'Unione Zoologica Italiana. Napoli; Salerno, 1956.
- Dankoff S., Quastler H.* The information content and error rate of living things.— In: Information Theory in Biology. Univ. Illinois Press, 1953.
- Dobzhansky Th.* Genetics and the origin of species. N. Y., 1953.
- Dobzhansky Th.* Genetics of the evolutionary process. N. Y., 1970.
- Drake J. W.* Comparative rates of spontaneous mutation.— Nature, 1969, vol. 221, N 5186.
- Ford B. B.* Ecological genetics. London, 1975.
- Goldschmidt R.* The material basis of Evolution. USA, 1940.
- Huxley J. S.* Evolution. The modern synthesis. London, 1963.
- Johannsen W.* Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena: G. Fischer, I. Aufl., 1909; III. Aufl., 1926.
- Kurten B.* Continental drift and evolution.— Sci. Amer., 1969, vol. 220, N 3.
- Larousse M. Pierre.* Grand Dictionnaire universel du XIX<sup>e</sup> Siècle, Paris, 1867, t. 12.
- Le Roy E.* L'Exigence idealiste et le fait de l'evolution. Paris, 1927.
- Lotka A. J.* Elements of physical biology. Baltimore, 1925.
- Müller A.* Der Grossablauf des stammesgeschichlichen Entwicklung. Jena, 1955.
- Odum E. P.* Fundamentals of ecology. Philadelphia; London, 1959.
- Suess E.* Die Entstehung der Alpen. Wien, 1875.
- Suess E.* Das Antlitz der Erde. III B. Zweite Hälfte. Wien; Leipzig, 1909.
- Thorson G.* Modern aspects of marine level. Bottom animal communities.— J. Mar. Res., 1955, vol. 14, N 4.
- Teilhard de Chardin P.* The future of man. N. Y., 1969.
- Wright S.* Evolution in Mendelian population.— Genetics, 1931, vol. 16, N 2.
- Waddington C. H.* The nature of life. N. Y., 1961.

Глава

Глава

Глава

Глава

Глава 5



## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Предисловие . . . . .	3
Глава 1.	Космические и планетарные предпосылки эволюции жизни . . . . .	9
	От догмы самозарождения живого к научной теории возникновения жизни. Образование химических элементов. Хаос, организация, информация. Планетарные предпосылки развития жизни. От образования тяжелых атомов к возникновению молекул органического вещества. Возникновение биотического круговорота. Предбиологические системы — коацерваты.	
Глава 2.	Развитие жизни от архея до наших дней . . . . .	43
	Первые шаги жизни. Жизнь набирает силу. Первые итоги. Жизнь как форма дифференциации материи.	
Глава 3.	Современная биосфера . . . . .	71
	Понятие «биосфера». Численность видов организмов. Биомасса. Биотический круговорот. Организация биосферы.	
Глава 4.	Субстрат жизни . . . . .	91
	Клетка. Преформированный эпигенез. Ядро или цитоплазма. Эпигенез преформированного. Фенотип и генотип. Парадокс индивидуального развития.	
Глава 5.	Факторы эволюции биосферы. . . . .	130
	Стадии эволюции материи в направлении жизни. Среда биосферы. Ламарк и Дарвин. Категория внутривидовой изменчивости. Микроэволюция. Фенотипическая форма наследственной изменчивости. Отбор в различных условиях проявления признаков. Стабилизация признаков. Возникновение новых признаков. Факторы преобразования нормы реагирования в природе. Взаимодействие фенотипов. Генеалогические и экологические связи между организмами. Экологический механизм обмена наследст-	



венной информацией. Значение определенных изменений в эволюции. Пример эволюции крупной группы организмов.

**Глава 6. Закономерности эволюции биосферы . . . . . 185**

Структура жизни. Неравномерность эволюции. Единство жизненного субстрата. Движущие силы и приспособительная форма эволюционного процесса. Условия формообразования. Жизнь и второе начало термодинамики.

**Глава 7. Ноогенез . . . . . 221**

Направление эволюции биосферы. Прогноз естественной эволюции биосферы. Биосфера и человек. Как преодолеть экологический кризис? От биогенеза к ноогенезу. Ноогеника.

**Заключение . . . . . 245**

**Литература . . . . . 249**

Михаил Михайлович Камшилов

**ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ**

Утверждено к печати Редакцией научно-популярных изданий АН СССР

Редактор издательства В. Н. Вяземцева. Художник Б. А. Захаров

Художественный редактор И. В. Разина. Технический редактор Ф. М. Хенох

Корректоры Г. М. Котлова, В. А. Шварцер

ИБ № 15307

Сдано в набор 21.12.78. Подписано к печати 09.04.79. Т-02747

Формат 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub>. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная

Печать высокая. Усл. печ. л. 13,4. Уч.-изд. л. 14

Тираж 33500. Тип. зак. 1325. Цена 45 коп.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7 Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94а

2-я типография издательства «Наука»

121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10



185

221

245

249

АН СССР  
Ф. М. Хенох

Книжная  
ул., 94а



45 коп.



ИЗДАТЕЛЬСТВО

«НАУКА»

ГОТОВИТСЯ

К ПЕЧАТИ КНИГА:

**Касавина Б. С., Торбенко В. П.**  
**ЖИЗНЬ КОСТНОЙ ТКАНИ.**

10 л. 65 к.

В книге в популярной форме изложены современные представления о костной ткани как системе, состоящей из разнообразных органических и неорганических компонентов, в которой активно протекают различные процессы обмена. Описаны механизмы, лежащие в основе жизнедеятельности кости на молекулярном, клеточном и системном уровнях. Особое внимание уделено процессам развития и регенерации кости. Второе издание книги дополнено новыми данными о химическом составе костной ткани. Книга рассчитана на широкий круг читателей (1-е изд.— 1975 г.)

Заказы просим направлять по адресу:

МОСКВА В-164, Мичуринский проспект  
12, магазин «Книга — почтой» Цен-

тральной конторы «Академкнига»;  
ЛЕНИНГРАД П-110, Петрозаводская  
ул. 7, магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига» или в ближайший магазин «Академкнига».

Адреса магазинов «Академкнига»:

480391 **Алма-Ата**, ул. Фурманова, 91/97;  
370005 **Баку**, ул. Джапаридзе, 13;  
320005 **Днепропетровск**, проспект Гагарина, 24; 734001 **Душанбе**, проспект Ленина, 95; 375009 **Ереван**, ул. Туманяна, 31; 664033 **Иркутск** 33, ул. Лермонтова, 303; 252030 **Киев**, ул. Ленина, 42; 277012 **Кишинев**, ул. Пушкина, 31; 443002 **Куйбышев**, проспект Ленина, 2; 192104 **Ленинград** Д-120, Литейный проспект, 57; 199164 **Ленинград**, Менделеевская линия, 1; 199004 **Ленинград**, 9 линия, 16; 103009 **Москва**, ул. Горького, 8; 117312 **Москва**, ул. Вавилова, 55/7; 630076 **Новосибирск**, Красный проспект, 51; 630090 **Новосибирск**, Академгородок, Морской проспект, 22; 700029 **Ташкент**, Л-29, ул. Ленина, 73; 700100 **Ташкент**, ул. Шота Руставели, 43; 634050 **Томск**, наб. реки Ушайки, 18; 450075 **Уфа**, Коммунистическая ул., 49; 450075 **Уфа**, проспект Октября, 129; 720001 **Фрунзе**, бульвар Дзержинского, 42; 310003 **Харьков**, Уфимский пер., 4/6.

ИЗДАТЕЛЬСТВО НАУКА